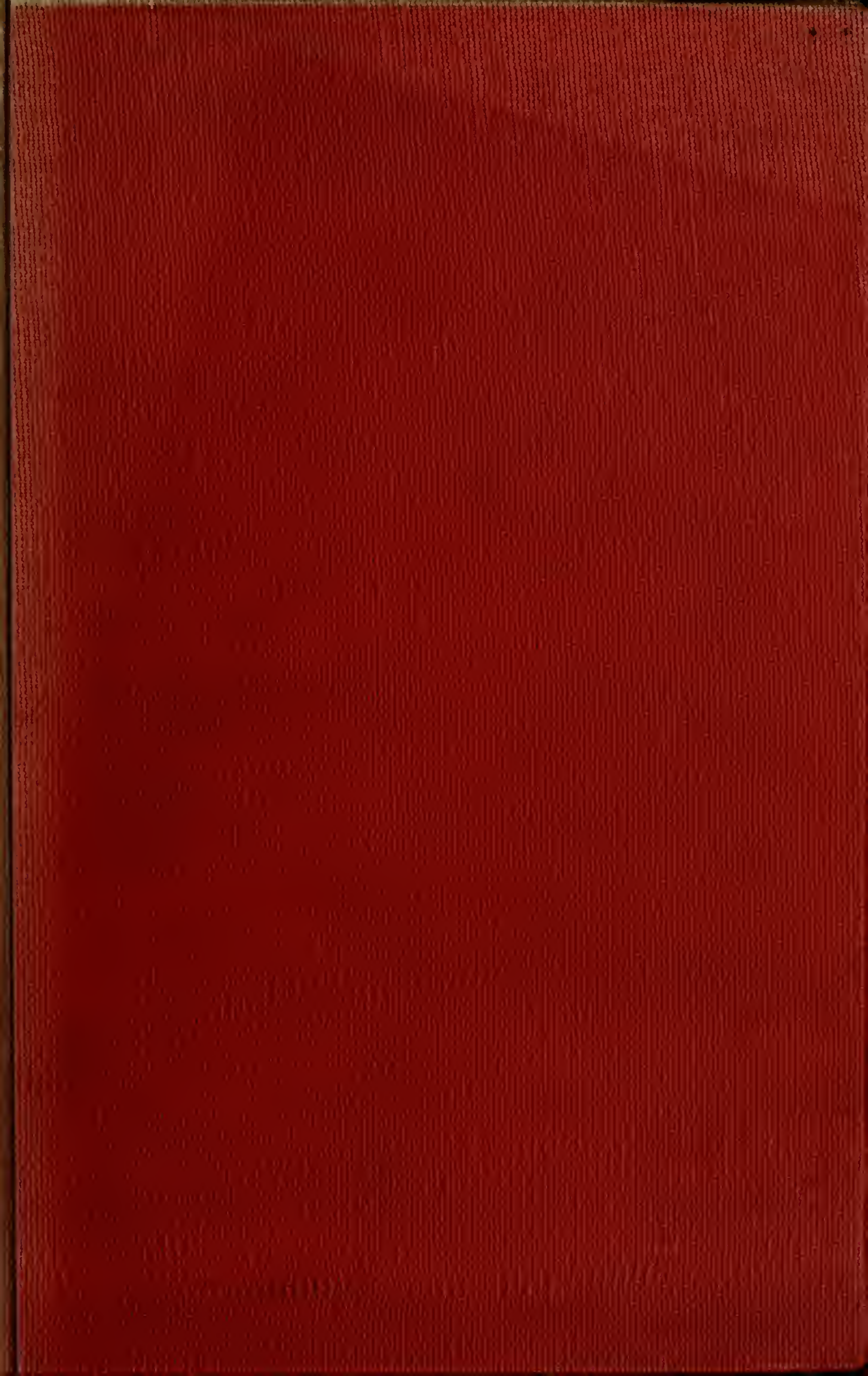
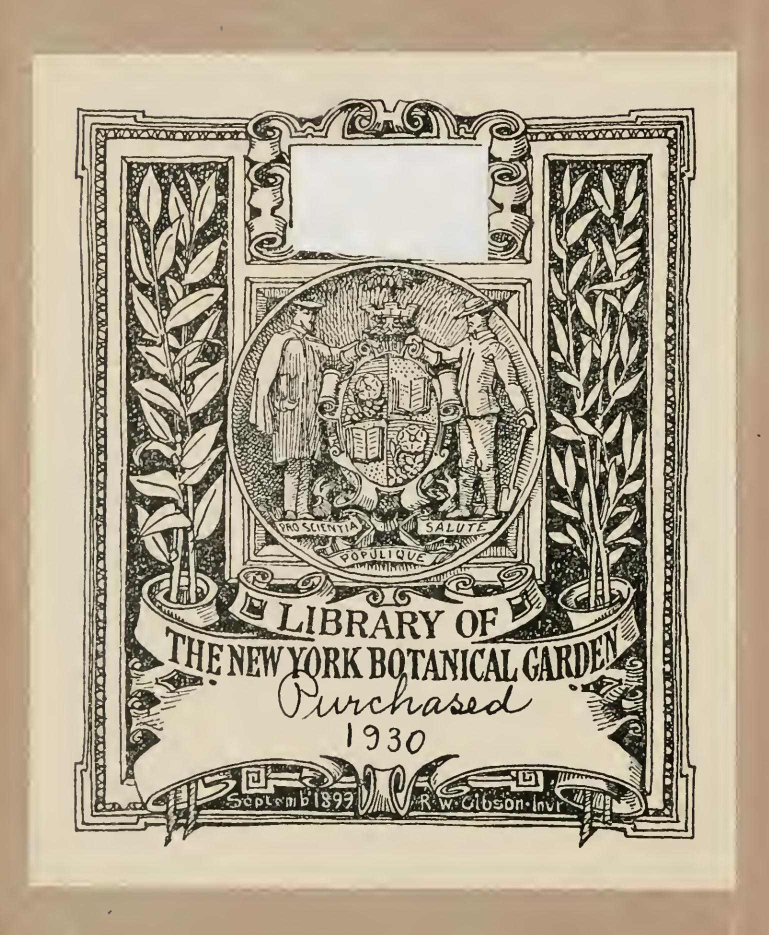



PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Purchased
1930
Septemb 1899
R. W. Gibson. Invr

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS-SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

CHEF DES TRAVAUX DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DE CAEN

PREMIÈRE SÉRIE

1889

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France — **18** francs pour l'Etranger



CAEN

TYPOGRAPHIE ET RELIURE Vve A. DOMIN

RUE DE LA MONNAIE

LE BOTANISTE

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ES-SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

CHEF DES TRAVAUX DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DE CAEN

PREMIÈRE SÉRIE

1889

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France — **18** francs pour l'Etranger



CAEN

TYPOGRAPHIE ET RELIURE Vve. A. DOMIN

RUE DE LA MONNAIE

INTRODUCTION

A la première série du « BOTANISTE »

Il est d'usage, aux débuts d'une publication périodique, d'un journal, d'indiquer avant toute autre chose le programme qui sera suivi, les idées qui seront soutenues, le but que l'on se propose ; nous avons dérogé à cette habitude.

Au lieu d'annoncer ce que nous avions l'intention de faire dans ce Recueil, de prendre des engagements parfois difficiles à tenir, nous avons publié tout d'abord les six fascicules de la première série ; de la sorte, nous aurons seulement à parler de faits accomplis.

Nous examinerons rapidement le *but* de ce Recueil, son *mode de publication*, les *résultats* déjà obtenus.

Le but que nous nous sommes proposé, en commençant ce Recueil est simple : nous avons voulu tenter de faire une collection de travaux personnels, plus faciles à consulter sous cette forme que s'ils étaient disséminés dans diverses publications ; nous avons voulu suppléer à un enseignement qui nous a manqué jusqu'ici ; nous avons voulu avoir sous la main un organe qui nous permette de soutenir nos idées, de les défendre ; nous avons voulu enfin avoir une action directe contre toute théorie qui nous paraîtra fausse, après un contrôle sérieux ; c'est dire que l'on trouvera toujours dans le *Botaniste* une très grande liberté d'appréciation : ce dont personne, j'en suis convaincu, ne nous saura mauvais gré.

Le mode de publication devait être compris dans un cadre assez large pour ne pas gêner les mouvements, pour permettre au besoin de parer à toute éventualité ; un périodique à date fixe n'eût pas rempli ces conditions. Nous avons choisi le mode de

publication par série ; chaque fascicule in-8° contient un mémoire de 40 à 50 pages avec deux ou trois planches : l'ensemble des six fascicules composant une série forme un volume de 250 à 300 pages et douze planches environ.

Les fascicules paraissent successivement, à dates indéterminées; la première série a été publiée dans l'espace de quatorze mois; mais fût-il nécessaire d'employer deux ans à chacune des séries que nous n'y verrions aucun inconvénient. Il est certain cependant que ce délai maximum sera rarement atteint : plus on avance dans cette voie et plus les matériaux à mettre en œuvre s'accumulent.

Le prix de l'abonnement a été fixé à 16 fr. pour la France, 18 fr. pour l'étranger pour chaque série.

Nous n'avons pas l'intention de résumer ici le contenu de la 1re série, l'énumération des titres des mémoires publiés suffit à montrer la variété des sujets abordés.

1re Fascicule. Recherches sur les *Cryptomonadinæ* et les *Euglenæ*, avec 1 Pl.

2e Fascicule. Mémoire sur les Chytridinées, avec 2 Pl.

3e Fascicule. Le mode d'union de la tige et de la racine chez les Dicotylédones, avec 2 Pl.

4e Fascicule. Mémoire sur les Algues, avec 2 Pl.

5e Fascicule. Recherches de Morphologie et d'Anatomie végétales avec 2 Pl. ; 2° Etude du noyau dans quelques groupes inférieurs.

6e Fascicule. Essai sur l'anatomie des Cryptogames vasculaires, avec 3 Pl. (1)

L'étude des infiniment petits occupe dans cette série une place assez grande ; on sait que nous cherchons, en nous appuyant sur de longues études de développement ayant porté sur les Algues, les Champignons, les Protozoaires, à faire prévaloir un mode de distinction des animaux et des végétaux : il a tout naturellement soulevé quelques critiques, parce qu'il va à l'encon-

(1) Toutes les planches ont été gravées sur cuivre par M. Bonnet, auquel nous sommes heureux d'adresser nos meilleurs remerciements.

tre d'opinions admises ; on s'apercevra bien vite, espérons-le, qu'on aurait avantage à l'accepter, avec les améliorations dont il est susceptible. En tout cas, les affinités que nous avons établies entre les familles étudiées, se dégagent suffisamment pour ne pas rester méconnues, et les développements souvent complets, suivis chez un grand nombre d'êtres ont leur valeur intrinsèque, indépendante des théories (1).

En anatomie, le travail qui nous a servi de point de départ, a pour objet l'étude de la jeune plante et de ses premiers organes ; le mode d'union de la tige et de la racine si mal connu a été étudié chez un grand nombre de Dicotylédones ; les résultats acquis seront étendus aux Gymnospermes et aux Monocotylédones.

Nous avons examiné la théorie de l'individualité foliaire due à Gaudichaud ; après lui avoir apporté les modifications nécessitées par le développement des études d'anatomie végétale, nous avons vu qu'il y aurait grand avantage à la reprendre : seule, cette théorie en effet semble pouvoir servir à établir la structure de l'axe primaire et sa nature : chemin faisant, nous avons donné une étude des *Pinguicula* et une monographie anatomique du genre *Acanthophyllum* qui présente de si curieuses anomalies de structure.

L'histologie végétale ne sera pas négligée : une note préliminaire sur le noyau sera développée et complétée ultérieurement.

Enfin l'anatomie des Cryptogames vasculaires a été abordée ; cet essai contient une étude détaillée du genre *Selaginella*, une vue d'ensemble de l'anatomie et de la morphologie des Cryptogames vasculaires et la réfutation complète de la théorie de M. Bertrand sur l'existence de faisceaux unipolaires, bipolaires, multipolaires ; nous sommes persuadé que cette théorie n'a plus qu'à être abandonnée, ou bien alors modifiée dans des limites

(1) Consulter les analyses qui ont été données dans :
1° Bull. Soc. Bot. de France (Revue bibliogr. B, 1887 ; id. D, 1888) ;
2° Bot. Zeit. (n° 16, 1888 ; n° 11, 1889 ; n° 13, 1889) ;
3° Bot. Centrabblat (n° 1, B XXXVIII ; n° 3, B XXXVIII ; n° 7 et n° 9, B XXXIX) ;
4° Notarisia (n° 15, 1889). Etc.

telles qu'elle ne sera plus reconnaissable ; l'avenir dira si nous avons vu juste.

Afin d'éviter tout équivoque, il nous reste à donner maintenant une simple explication : il nous arrivera fréquemment, dans ce Recueil, de parler d'affinités étroites entre les êtres ; nous essaierons de les comprendre par *l'hypothèse* d'une filiation ; cette méthode appliquée en zoologie et en botanique est féconde en résultats ; quant à dire si cette filiation est réelle ou seulement apparente, cela n'est pas de notre compétence. Un fait indéniable domine pour nous tout l'ensemble ; une création dont l'action première est lointaine et dont les effets actuels sont aussi merveilleux que leur manifestation initiale.

RECHERCHES

SUR LES

CRYPTOMONADINÆ ET LES EUGLENÆ

Par M. P.-A. DANGEARD

Lorsque nous avons commencé nos recherches sur les organismes inférieurs, on considérait généralement qu'il était impossible de distinguer parmi les infiniment petits les végétaux des animaux ; plusieurs naturalistes soupçonnaient, il est vrai, l'importance du caractère de la nutrition, mais ou ils appliquaient faussement cette notion, ce qui paraissait la rendre inacceptable (Saville-Kent) (1), ou trouvant le terrain mal préparé, ils n'osaient en accepter toutes les conséquences et s'en tenaient sciemment à une classification approximative et provisoire (De Bary) (2) ; aussi a-t-on été quelque peu surpris, lorsque nous avons essayé de *préciser* ce caractère de la nutrition et de *l'appliquer* à tous les cas critiques. Un grand nombre de lacunes existaient encore ; ces lacunes disparaissent peu à peu. Les Chytridinées, les Ancylistées parmi les Champignons, les Péridiniens, les Chlamydomonadinées et quelques autres groupes d'algues ont été étudiés avec détails ; une étude spéciale et complète du développement a été faite dans un grand nombre de cas. Il était nécessaire également, afin de pouvoir généraliser nos conclusions, de connaître le mode de vie des Protozoaires inférieurs ; l'examen attentif du développement chez les Vampyrellées, les Héliozoaires et les Monadinées zoosporées est venu confirmer nos idées sur la distinction des deux règnes (3) ; il est possible, non seulement

(1) Saville-Kent, *Manual of the Infusoria*. London.
(2) De Bary, *Morphologie und Biologie der Pilze.*
(3) Consulter aussi : Zopf, *Untersuchungen über Parasiten aus der Gruppe der Monadinen*. Halle.

de distinguer les animaux des végétaux dans le domaine des infiniment petits ; mais encore de noter le point exact où la différenciation végétale commence à se dessiner (1) ; nous ne négligerons rien pour faire disparaître les incertitudes qui pourraient encore exister aux yeux des naturalistes.

S'il est un cas difficile entre tous, c'est bien celui qui fait l'objet du présent travail : les *Euglenæ* et les *Cryptomonadinæ* sont classés presque sans conteste dans les Protozoaires ; c'est, en effet, le caractère d'animalité qui frappe tout d'abord, lorsqu'on examine la phase active de ces êtres ; les uns, tels que les *Euglena*, rampent, contractant leurs corps avec la plus grande facilité ; les autres fendent l'eau rapidement avec leur flagellum, *Phacus*, *Trachelomonas* ; d'autres enfin, à l'approche d'un danger, effectuent des bonds prodigieux, *Cryptomonas* ; ils possèdent à leur partie antérieure un point rouge, auquel on attribue les fonctions de la vision, sans que le fait d'ailleurs soit prouvé ; ils offrent fréquemment une échancrure plus ou moins latérale de la paroi du corps ; c'est la *bouche* à laquelle fait suite une sorte de conduit ou *tube œsophagien* ; parfois même on a été beaucoup plus loin. M. Kunstler, comme on le verra, a décrit avec détails un *tube digestif* à parois propres, bien nettes..., un *estomac*, une *chambre incubatrice*, des *embryons*, chez un *Cryptomonas*.

Il semble donc bien difficile de faire admettre le caractère végétal de tous ces êtres ; comme ils sont colorés en vert plus ou moins intense par de la chlorophylle, on admet qu'un certain nombre d'animaux inférieurs peuvent posséder de la chlorophylle tout comme les plantes ; nous verrons qu'il y a là une distinction très importante à faire.

Malheureusement, si un assez grand nombre d'espèces sont décrites, beaucoup ne sont connues que pendant une courte

(1) P.-A. Dangeard, *Recherches sur les organismes inférieurs* (*Annales des Sciences naturelles*, 7e série, *Bot.*, t. IV). — *Recherches sur les Algues inférieures* (*Annales des Sciences naturelles*, *Bot.*, t. VII). — *Les Péridiniens et leurs parasites* (*Journal de Botanique*, nos des 16 avril et 1er mai 1888). La collection complète in-8°, 7 pl., au prix de 14 fr., chez l'auteur.

période de leur existence : la phase active seule, par exemple, a été vue ; quelques-unes seulement ont été suivies dans leurs diverses transformations, leurs divers états ; c'est ce qui contribue à rendre si obscure la question des affinités. La difficulté augmente encore lorsqu on se trouve en face de complications résultant, soit de rapprochements non justifiés, soit d'observations insuffisamment confirmées ; ainsi j'ai cherché vainement depuis plusieurs années à revoir la germination des kystes d'*Euglena viridis*, telle qu'elle a été décrite par M. Stein (1) ; on sait que ces kystes donneraient, par division du protoplasma, naissance à une foule de petites Euglènes qui s'échapperaient par une rupture de la paroi ; elles grossiraient ensuite en devenant bientôt semblables à leurs parents ; — or, non seulement je n'ai jamais pu vérifier cette observation, mais je considère comme une véritable exception la rencontre d'individus de très petite taille ; les dimensions de chaque espèce n'oscillent que dans des limites très restreintes.

Il ne me semble pas que M. Klebs ait été plus heureux que moi (2) ; cette formation de zoospores serait pourtant de nature à nous éclairer sur la place de l'*Euglena* dans la classification.

Les causes d'erreur sont d'ailleurs très fréquentes, et nul n'en est exempt ; les cultures absolument pures ne sont pas toujours possibles ; le développement d'un être exige parfois la présence d'autres organismes qui préparent le milieu ou fournissent la nourriture nécessaire ; il peut être difficile dans ce cas de bien déterminer ce qui appartient à chacun dans les transformations observées ; il y a aussi les parasites dont il faut se défier avec le plus grand soin : ils ont été souvent la cause d'erreurs considérables.

Ainsi, dans les êtres que nous étudions, on avait signalé une reproduction sexuelle remarquable (3) ; deux individus se

(1) Fr. Stein, *Der organismus der Infusionsthiere*. III. Abth. II. Heft. *Die Naturges chichte der arthrodelen Flagellaten*. Leipzig, 1884.

(2) Klebs, *Organisation einiger Flagellaten gruppen u. ihre Beziehungen zu Algen u. Infusorien* (Untersuchungen aus dem Botanischen Institu zu Tübingen von Dr W. Pfeffer).

(3) Stein, *loc. cit.*

seraient fusionnés, auraient uni leurs noyaux en un seul ; ce noyau se fragmentant par la suite aurait fourni un nombre considérable de germes ; ces germes se seraient développés plus tard en nouveaux individus ; comment aurait-on osé placer dans le règne végétal des êtres dont la reproduction était si différente de celle que l'on connaît chez les végétaux ? Cette difficulté n'existe plus et l'on trouvera dans nos précédents travaux sur les organismes inférieurs les preuves irréfutables du parasitisme de ces germes endogènes.

Enfin, quelques auteurs admettent un polymorphisme qui viendrait encore jeter le trouble dans les classifications (1) ; il est vrai que des états d'un même organisme ont pu être décrits comme espèces ou même comme genres distincts ; cela tient à une connaissance incomplète du mode de vie ; mais jamais on n'observera la transformation d'une Amibe en Vampyrelle ; on ne verra pas davantage un *Cryptomonas* reproduire un *Euglena*, une Monadinée devenir un *Chytridium*.

Que tous ces êtres dérivent les uns des autres par des modifications survenues dans la suite des temps, l'hypothèse est séduisante et rationnelle, elle s'accorde bien avec les relations de parenté qui existent indubitablement entre tous ces infiniment petits ; mais il me semble impossible d'admettre que les modifications graduelles qui se produisent sans doute encore soient saisissables pour l'observateur.

On est au contraire frappé dans ces études par l'unité qui préside à tous les développements : il y a un *schéma* fort simple qui peut guider dans la plupart des cas ; tout ce qui s'en écarte sensiblement doit être tenu pour suspect et n'être admis définitivement qu'après vérification et sous réserves ; cela est si vrai que l'on pourrait souvent tracer presque à coup sûr et sans les avoir vues, les phases diverses d'un organisme inférieur quelconque.

(1) Hansgirg, *Ueber den Polymorphismus der Algen* (Botanisches centrablat, 1885, vol. XXII et XXIII.
Zopf, *Zur Morphologie der Spaltflanzen*, Leipzig, 1882.

Le schéma dont nous parlons, peut être compris de la manière suivante :

1° Phase de la nutrition. Individus.	libres. fixés.
2° Reproduction asexuelle. . . .	division libre. division à l'intérieur d'une cellule-mère (sporange). divisions successives tendant à constituer une colonie.
3° Phase de la conservation. . .	enkystement. œufs.

Il est inutile d'ajouter que ce n'est là qu'une vue générale ; la même espèce peut reproduire l'ensemble complet des transformations que nous indiquons ; se nourrir pendant la période d'activité et pendant la période de fixation ; se reproduire par division libre, par zoospores et par colonies, et enfin s'enkyster et posséder quand même un mode de reproduction sexuelle ; mais fréquemment il n'en est pas ainsi : l'œuf et le kyste se suppléent, et la formation de nombreuses zoospores ne coexiste point avec une division libre.

Si nous possédions ces renseignements dans un plus grand nombre de cas, il deviendrait facile de classer les organismes inférieurs ; en nous appuyant sur une étude sérieuse du développement, nous avons montré comment la différenciation végétale correspondait à une différenciation dans le mode de nutrition ; nous avons ainsi pu donner une classification beaucoup plus naturelle que celle qui était suivie jusqu'ici.

Et à l'adresse des Cryptomonadinées et des Eugléniens, nous disions récemment dans une communication préliminaire (1) :

« On doit remarquer — et le fait est intéressant — que l'on trouve des formes établissant le passage entre les Flagellés à digestion interne et les algues vertes inférieures ; ainsi le *Poly-*

(1) P.-A. Dangeard, *Observations sur les Cryptomonadinées* (*Bulletin de la Société botanique de France*, séance du 24 février 1888).

toma uvella Ehr. conduit aux *Chlorogonium*, les *Astasia* mènent aux *Euglena*, le *Chilomonas Paramecium* aux *Cryptomonas*. Mais ces formes incolores qui n'absorbent point d'aliments solides ne peuvent vivre que dans les liquides chargés de substances organiques ; ils vivent à la façon des parasites, d'aliments tout préparés ; il faut voir là une transition entre le mode de nutrition animale et le mode de nutrition végétale.

..... Les *Cryptomonas*, les *Euglena*, les *Phacus*, les *Trachelomonas* sont considérés jusqu'ici comme des Flagellés à chlorophylle. Il faudra sans doute en faire une famille d'algues ; étant donné l'état de nos connaissances sur les Flagellés proprement dits, cette conséquence pourra paraître téméraire actuellement, on peut cependant la prévoir. »

C'est la raison d'être de cette conséquence que nous allons essayer de montrer et c'est le genre *Cryptomonas,* celui qui semble présenter des caractères de Protozoaire très accentués, qui va nous occuper tout d'abord

1re FAMILLE : CRYPTOMONADINÆ.

Ehrenberg plaçait dans ses *Cryptomonadina* les genres *Cryptomonas*, *Ophidomonas*, *Prorocentrum*, *Lagenella*, *Cryptoglena*, *Trachelomonas ;* le genre *Cryptomonas* comprenait un assez grand nombre d'espèces : *C. curvata*, *ovata*, *erosa*, *fusca*, *glauca*, *cylindrica* (1).

Perty réunit toutes ces espèces en une seule sous le nom de *Cryptomonas polymorpha*, en y ajoutant même le *Chilomonas Paramecium* Ehr. Les *Cryptomonadina* de cet auteur renferment les genres *Phacotus*, *Anisonema*, *Phacus*, *Lepocinclis* (2) ; nous avons eu l'occasion d'étudier le genre *Phacotus* créé par Perty ; il doit être classé dans la famille des *Chlamydomonadinées*.

Cienkowski étudie avec beaucoup de soin le *Cryptomonas*

(1) Ehrenberg, *Die Infusionsthierchen als vollkommene organismen*. Leipzig. 1838.
(2) Max. Perty, *Zur Kenntniss Kleinster Lebensform*. Berne, 1852.

ovata ; il décrit des formations palmelloïdes et un enkystement, ce qui le conduit à comparer ces êtres aux *Palmellacées* (1)

M. O. Bütschli reprend l'étude du genre *Cryptomonas* (2) ; il adopte les idées de Perty et son *Chilomonas Paramecium* tel qu'il le comprend répond au *Cryptomonas polymorpha* Perty ; ce savant donne une excellente description des formes qu'il a observées ; il signale en particulier une sorte de pharynx faisant suite à l'échancrure buccale ; les parois de ce pharynx (schlundwandungen) ne lui paraissent constituées que par du protoplasma condensé ; cette disposition ne se conserve pas après la mort du flagellé. M. Bütschli n'a pu, malgré de nombreuses observations, constater l'introduction *d'aliments solides* dans cet appareil — enregistrons avec soin cette déclaration. Il ne doute pas cependant que le rôle de ce pharynx ne soit identique à celui des autres Flagellés qui absorbent des particules solides.

M. Stein conserve dans le genre *Cryptomonas* deux espèces (3) : *C. ovata* et *C. erosa* ; il signale dans cette dernière espèce une division longitudinale libre et un enkystement ; pour ce savant, les *Cryptomonadina* ne comprennent que les genres *Cryptomonas*, *Chilomonas*, *Nephroselmis*.

Enfin, M. Kunstler, étudiant le *Cryptomonas ovata*, arrive à des résultats assez extraordinaires (4) ; il décrit un *estomac*, un *intestin*, une *chambre incubatrice*, des *embryons*, indique leur développement, avec une abondance de détails et une précision qui sembleraient mettre ces faits hors de doute ; il n'en est malheureusement rien.

Dans ces conditions, une étude complète du genre s'imposait : à l'exemple de M. Stein, je ne conserverai dans le genre que deux espèces : *C. ovata*, *C. erosa*.

(1) Cienkowski, *Uber Palmellaceen und Flagellaten* (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. VI, 1890).

(2) Bütschli, *Beiträge zur kenntniss der flagellaten* (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. 1878).

(3) Stein, *loc. cit.*

(4) J. Kunstler, *Contribution à l'étude des Flagellés* (*Bulletin de la Société zoologique de France*. 1882. — *Nouvelles contributions à l'étude des Flagellés*, (même volume).

Cryptomonas erosa Ehr.

(Fig. 1-5, Pl. I)

Cette espèce est très commune ; pour se la procurer en grande quantité, il suffit de visiter les réservoirs d'eau dans les jardins publics ; on recueille les Conjuguées au milieu desquelles vivent les *Cryptomonas*, et ces derniers se montrent bientôt dans les cultures.

Leur couleur est très variable : on y observe toutes les nuances du vert, du jaune et du violet ; la cause en est fort simple : le protoplasma, débarrassé par l'alcool ou l'éther de sa chlorophylle, reste coloré en beau violet par un pigment insoluble dans ces mêmes réactifs ; on s'explique alors les différences de coloration par la proportion relative des deux pigments et les modifications que peut subir la chlorophylle elle-même ; pour réussir cette expérience, il est bon d'opérer sur des quantités considérables d'individus ; on y parvient en disposant ses récoltes dans des soucoupes ; il suffit de râcler ensuite le fond et les bords de ces soucoupes pour obtenir le résultat désiré.

Le *Cryptomonas erosa* se distingue facilement dans les conditions ordinaires du *Cryptomonas ovata* ; ses dimensions sont plus faibles : l'échancrure caractéristique est rejetée sur le côté (fig. 1), tandis que dans cette dernière espèce elle est presque régulièrement antérieure (fig. 6) ; la membrane de la cellule est très mince, à tel point que l'on serait tenté parfois d'en nier l'existence ; il est cependant assez facile de l'apercevoir en employant l'alcool absolu et les réactifs colorants ordinaires (fig. 2).

L'iodure ioduré permet de voir les deux cils partir du fond de l'échancrure ; au moment de la division, ces deux cils se trouvent rejetés vers la partie terminale du corps (fig. 3). Le noyau est formé par un nucléole réfringent entouré d'une zone claire ; il est placé à la partie postérieure du corps ; la chlorophylle est localisée sous la membrane en une couche plus ou moins épaisse interrompue au niveau de l'échancrure. Au-dessous de cette couche chlorophyllienne, on trouve dans le

protoplasma de l'amidon en granules ou en petits bâtonnets ; les deux vacuoles contractiles se trouvent vers la base des cils ; au-dessus de l'échancrure, un peu latéralement, il existe une interruption de la bande chlorophyllienne, et dans cet espace un protoplasma plus clair.

On distingue assez rarement dans cette espèce la disposition qui a conduit M. O. Bütschli à décrire un pharynx ; elle est au contraire générale ou à peu près dans les individus un peu forts de la seconde espèce ; c'est là que nous l'étudierons plus en détail ; en tout cas, disons-le dès maintenant, il n'y a jamais introduction d'aliments solides.

Il est intéressant de remarquer que les *Cryptomonas* — et Perty avait signalé le fait — peuvent se mouvoir de deux façons différentes ; le mouvement ordinaire est un mouvement de rotation du corps sur lui-même avec progression, c'est le mode de locomotion de la plupart des algues inférieures ; l'autre mode consiste en bonds désordonnés et d'amplitude relativement considérable ; il rappelle très bien les sauts qu'effectuent certains infusoires ; il se produit assez fréquemment : à l'approche d'un danger, sous l'influence d'un malaise causé par le voisinage d'un réactif ; il suffit d'ailleurs de regarder à un faible grossissement un groupe un peu nombreux d'individus pour assister à ces bonds vigoureux qui supposent dans les deux cils une élasticité remarquable.

La reproduction se fait : 1° par division longitudinale libre ; 2° par production de colonies.

Le premier mode est celui qui est offert par un grand nombre de Protozoaires ; nous l'avons également décrit dans un genre nouveau d'algues inférieures, le *Polyblepharides singularis* (1) ; il est assez difficile à observer dans le cas qui nous occupe ; on y réussit cependant en fixant à l'acide osmique ou à l'alcool absolu une grande quantité d'individus ; les deux cils se trouvent reportés à l'extrémité antérieure, l'échancrure disparaît ; une ligne incolore qui passe par le noyau divise la zone colo-

(1) *Recherches sur les algues inférieures, loc. cit.*

rée en deux bandes ; une échancrure médiane se produit suivant la ligne incolore et les deux individus se séparent (fig. 4).

Le second mode de reproduction est le plus remarquable ; il rappelle à s'y méprendre celui du *Gloeocystis vesiculosa*, bien que les colonies n'atteignent jamais une aussi grande dimension. L'individu s'arrête, perd ses cils ; il sécrète une couche épaisse de gélatine qui montre des stries concentriques ; le protoplasma se divise en deux, quatre, huit..... ; ordinairement dans les colonies palmelloïdes ainsi formées le nombre des cellules ne dépasse pas seize. Il serait certainement très difficile, si l'on ne suivait toutes les phases de la formation de ces colonies, de les distinguer de celles des autres algues inférieures La sortie des zoospores a lieu par disparition graduelle de la gélatine ; les zoospores s'agitent pendant plus ou moins longtemps dans la cavité intérieure qui s'agrandit peu à peu ; nous avons observé parfois dans des colonies de *Gloeocystis* des phénomènes de désagrégation interne qui laisseraient supposer que les zoospores exercent une sorte d'action digestive sur les couches épaisses de gélatine qui les entourent ; il en est peut-être de même pour les *Cryptomonas*.

Le cycle du développement du *Cryptomonas erosa* se termine par un enkystement ; les zoospores s'arrêtent, perdent leurs cils, s'arrondissent en sphère, s'entourent d'une membrane très résistante (fig. 5) ; il se produit encore fréquemment une couche externe épaisse gélatineuse.

Nous avons pu mettre en évidence la nature cellulosique de la membrane des kystes ; ce n'est pas sans quelque difficulté. Nous avions essayé vainement l'action successive de l'iode et de l'acide sulfurique ; une fois cependant, ayant probablement dilué l'acide sulfurique exactement au degré voulu, nous avons vu les membranes des kystes se colorer en bleu avec la plus grande netteté. Dans cette expérience, il y avait dans la préparation des individus libres dont la membrane s'est aussi colorée en bleu. Je suis persuadé que l'enveloppe des *Euglena* est également formée de cellulose ; plusieurs fois j'ai aperçu une teinte bleuâtre qui pour moi ne laisse aucun doute.

Les kystes du *Cryptomonas erosa* conservent leur couleur olive ; ils germent après un temps plus ou moins long ; la membrane qui entoure directement le protoplasma s'épaissit, montre des stries; il se produit, par bipartition, des colonies palmelloïdes de deux, quatre ou huit cellules.

Nous allons maintenant décrire rapidement la seconde espèce que nous avons rencontrée dans le bassin du Jardin botanique de Caen.

Cryptomonas ovata Ehr.

(Fig. 6-15)

Cette espèce est beaucoup plus grande que la précédente ; sa forme correspond à celle qui a été donnée par M. Bütschli (fig. 15 a, pl. XIII) (1) ; il nous a paru que la membrane, au moins dans la partie antérieure du corps, offrait une série de petites ponctuations à sa face interne ; cela est surtout visible là où M. Bütschli a vu un pharynx ; en effet, la bande chlorophyllienne étant interrompue à cet endroit, les détails de structure y sont plus nets. Quant au pharynx lui-même (fig. 6 p), nous le considérons comme un moyen de mettre plus facilement en communication le protoplasma de la cellule et les liquides extérieurs ; ce n'est pas une cavité qui s'ouvre directement à l'extérieur ; c'est, comme dans les *Chlamydomonas*, un espace renfermant un protoplasma plus clair que le reste du corps ; dans les *Chlamydomonas,* cet espace est souvent très distinct (fig. 7) ; dans les *Cryptomonas*, il est limité par de petits granules de protoplasma.

Il est même naturel de penser que si le *Cryptomonas* provient d'un Flagellé à digestion interne comme les *Monas,* l'introduction des aliments solides se faisait en ce point ; en tout cas, elle n'a plus lieu.

On ne peut donc s'appuyer sur l'existence d'un appareil digestif chez ces êtres pour les placer dans les Protozoaires. Comme plusieurs algues inférieures, en particulier les *Chlamydomonas*, ils possèdent à l'avant une sorte de cavité *sans parois propres*, qui permet un échange plus facile des liquides ou des gaz néces-

(1) Bütschli, *loc.cit.*

saires à la vie ; il faut remarquer que l'échange, sans cette disposition, trouverait un obstacle considérable dans la couche chlorophyllienne très dense qui tapisse intérieurement la membrane de la cellule.

La vacuole contractile est très facile à observer dans cette espèce (fig. 6, v) ; d'après M. Bütschli, les contractions seraient très lentes ; il faut croire que le fait n'est pas général, car nous avons compté plusieurs fois jusqu'à dix pulsations à la minute.

M. Bütschli a également considéré la couche chlorophyllienne comme étant formée de deux parties séparées longitudinalement par un espace incolore ; cette disposition existe, mais elle ne paraît pas être constante.

Le protoplasma renferme de nombreux grains d'amidon et aussi d'autres granules sur la nature desquels on n'est pas fixé ; ce sont peut-être des leucites ; leur nombre est parfois considérable ; ils sont alors orientés assez régulièrement.

La formation de colonies palmelloïdes et la production des kystes ont lieu exactement comme dans le *Cryptomonas erosa* (fig. 8-14) ; nous n'y reviendrons point.

Nous sommes maintenant plus à l'aise pour discuter quelques-uns des résultats du travail de M. Kunstler ; ces résultats ont été donnés avec une telle précision de détails et une si grande netteté de dessin qu'ils seraient admis sans conteste par tout naturaliste non prévenu :

« Les organes de la digestion du *Cryptomonas ovata*, dit M. Kunstler (1), sont constitués par un tube fermé, à parois propres bien nettes commençant à l'extrémité supérieure du corps, au fond du vestibule digestif, pour aller se terminer à l'extrémité inférieure, où se trouve un anus.....

Il existe une poche qui constitue un véritable *estomac* à parois propres, et elle n'est pas un tube œsophagien permettant aux aliments de passer dans une cavité générale du corps remplie de protoplasma fluide, comme M. Stein le figure ; c'est à son intérieur que les substances nutritives perdent leur forme, se rédui-

(1) *Loc. cit.*, p. 33-38.

sent en une pâte et diminuent de quantité, c'est-à-dire qu'elles y sont digérées...

Le diamètre de l'intestin est très variable suivant que les résidus de la digestion qui le remplissent le plus ordinairement dans la plus grande partie de sa longueur, et ne sont que rarement tassés en un lieu restreint, y sont plus ou moins abondants... A son extrémité inférieure, immédiatement sous les téguments, il présente ordinairement une petite dilatation, sorte d'ampoule anale, et l'anus se trouve au point de la surface du corps qui correspond à l'extrémité inférieure de celle-ci. »

Nous avons déjà exposé la disposition offerte par le *Cryptomonas ovata* à sa partie antérieure et nous sommes sur ce point complètement d'accord avec M. Bütschli; il y a loin de là à admettre l'existence d'un tube digestif tel que le comprend M. Kunstler; M. Bütschli, pensant que le *Cryptomonas* est un Flagellé, décrit la cavité antérieure sous le nom de pharynx ; mais cet observateur a soin d'ajouter qu'il n'a jamais vu, malgré des observations nombreuses, l'introduction d'aliments solides. Je n'ai pas été plus heureux ; il est d'ailleurs prouvé que la nutrition s'effectue normalement dans des conditions où tout accès de substances solides est impossible ; la production par un seul individu d'une colonie de 16 cellules suppose une grande activité de nutrition, et cependant, à ce moment, les cellules sont entourées complètement par une couche épaisse de gélatine.

Le pharynx des *Cryptomonas* est analogue avec l'espace antérieur assez bien délimité que l'on trouve chez les *Chlamydomonas* ; il ne saurait cependant plus être question de placer ces derniers êtres dans les Protozoaires.

« Le rôle du noyau, d'après M. Kunstler (1), est de former des germes qui, par leur développement ultérieur, se transforment en *Cryptomonas* adultes tels que je les ai décrits, et l'activité qu'il déploie pour remplir ces fonctions paraît d'autant plus grande que l'animal est plus mal nourri. »

(1) *Loc. cit.*, p. 49.

Ce sont probablement les *germes endogènes* qui ont induit M. Kunstler en erreur ; ces germes sont analogues à ceux des *Euglena* ; nous les avons rencontrés plusieurs fois ; nous n'aurions donc pas insisté sur ce point si M. Kunstler n'avait indiqué un développement complet (1) : « à l'intérieur de la chambre incubatrice, il est souvent assez facile de voir un ou plusieurs germes à différents stades de leur développement et d'en suivre les diverses phases. Ce sont des corpuscules incolores, hyalins et très réfringents, auxquels l'iode fait acquérir une couleur brune foncée ; à leur état le plus jeune, ils sont constitués par de simples sphérules protoplasmiques très petites et contenant à leur centre un nucléole entouré d'une zone de protoplasma plus clair. Bientôt l'un des côtés de ces petits corps se développe beaucoup et s'allonge, tandis que la face opposée ne paraît subir aucun changement, ce qui semble démontré par ce fait que le nucléole n'est pas plus éloigné d'elle que dans la sphérule primitive ; à ce moment, ces germes sont constitués par un corpuscule elliptique, à l'un des foyers duquel se trouve situé le nucléole qui est entouré d'une zone spéciale de protoplasma. Cette forme symétrique ne persiste pas longtemps et le rostre dorsal se développe rapidement sur le prolongement de l'un des côtés (qui sera le côté dorsal) de l'extrémité allongée, de façon à acquérir même un volume relativement considérable, tandis que l'autre bout, où se trouve le nucléole, s'atténue souvent plus ou moins en une sorte de pointe mousse et se recourbe ordinairement un peu du côté de la face dorsale. Le tube digestif se montre au début sous la forme d'un simple cordon de protoplasma qui se différencie du reste de la substance constitutive du corps, s'étendant de l'extrémité libre allongée du jeune individu en voie de développement à la zone protoplasmique qui entoure le nucléole suivant l'axe longitudinal de celui-ci ; il est peut-être creux dès son début, mais sa cavité ne se forme probablement que plus tard. Ce rudiment de tube digestif s'élargit progressivement dans sa partie profonde

(1) *Loc. cit.*, p. 52.

et s'étale à la surface du protoplasma dont ce nucléole est entouré.

C'est à ce moment de leur évolution que les jeunes individus quittent le corps de l'être qui les a produits. »

Ce sont sans doute les germes endogènes qui ont fourni cette description ; ce n'est pas, qu'on veuille bien le croire, par esprit de critique que je conteste d'une façon absolue ces résultats ; présentés comme ils le sont, ils pourraient influencer l'esprit du lecteur non prévenu et retarder l'adoption des conséquences que nous avons à tirer de cette étude.

Je ne m'attarderai pas davantage à réfuter l'existence de tout un groupe de flagellums qui existeraient, d'après le même auteur (1), le long des deux bords de l'échancrure supérieure et qui serviraient probablement à la préhension des aliments ; M. Kunstler a été induit en erreur par l'emploi des réactifs. Il y a au niveau de l'échancrure une portion de la surface qui n'offre qu'une très faible résistance ; lorsqu'on veut fixer soit par l'alcool, soit par l'acide osmique, le protoplasma fait plus ou moins saillie par cet endroit, ce qui peut produire une illusion ; mais il est facile de se mettre en garde sur la nature de ces apparences.

En résumé, il est possible d'établir maintenant les caractères généraux de la famille des *Cryptomonadinæ* ; des études ultérieures permettront sans doute de placer à titre définitif les *Nephroselmis* dans cette famille.

Caractères généraux de la famille des Cryptomonanidæ

Les zoospores ont une forme assymétrique ; il existe une échancrure antérieure de laquelle partent deux longs cils ; le corps est aplati, à contour ovale ou elliptique ; la membrane est très mince, elle est tapissée intérieurement par une couche épaisse de protoplasma imprégnée de chlorophylle et divisée en deux sur la ligne médiane longitudinale. L'amidon se trouve en nombreux granules sous les chromatophores ; il existe en

(1) *Loc. cit.*, p. 22.

outre des corpuscules particuliers qui doivent probablement être considérés comme des leucites. A la partie antérieure du corps se trouve une cavité plus claire, limitée par des granules de protoplasma ; elle est analogue à l'espace antérieur des *Chlamydomonas* ; sur le côté se trouve la vacuole contractile. Le mouvement de ces zoospores est de deux sortes ; il y a un mouvement de rotation avec progression, comme chez les autres algues inférieures ; ces zoospores peuvent en outre effectuer des bonds d'amplitude considérable.

La reproduction se fait par division longitudinale libre.

Il y a également formation de colonies palmelloïdes de quatre, huit, seize cellules enveloppées d'une couche épaisse de gélatine.

L'enkystement se fait de la manière suivante : les cellules s'arrondissent en une sphère, s'entourent d'une membrane épaisse de cellulose ; on trouve en outre autour de ces kystes une couche gélatineuse d'épaisseur variable. Ces kystes donnent en germant des colonies palmelloïdes qui mettent plus tard en liberté des zoospores.

La nutrition est nettement végétale dans cette famille ; *il n'y a jamais introduction de substances solides à l'intérieur du protoplasma* ; celui-ci est coloré par de la chorophylle ordinaire unie à un pigment violet insoluble dans l'alcool et l'éther.

Cette famille d'algues inférieures se détache des Flagellés par l'intermédiaire du *Chilomonas Paramecium*.

Il se développe quelquefois sur les kystes de *Cryptomonas* un *Chytridium* dont nous allons indiquer les principaux caractères ; les zoospores très petites ne peuvent que rarement arriver au contact de la membrane de la cellule ; elles s'arrêtent à la surface de la zone mucilagineuse ; elles germent alors en émettant un mince filament qui pénètre jusque dans le protoplasma ; ce dernier présente bientôt des signes d'altération ; la couleur olive disparaît ; il se produit des granulations rougeâtres, résultat de la digestion opérée par le parasite.

Le sporange est ovale ; il se prolonge au sommet en une petite papille plus ou moins proéminente ; il grossit assez rapidement ; le protoplasma se condense, puis se divise en une

centaine de zoospores qui s'échappent par la papille du sommet.

Il n'est pas rare de trouver sur le même kyste sept ou huit sporanges dont les filaments nourriciers rayonnent vers le protoplasma de l'hôte à travers l'enveloppe gélatineuse épaisse qui l'entoure.

Cette espèce est voisine du *Chytridium Brauni Dang.*

2e FAMILLE : EUGLENÆ.

Les *Euglenaceæ*, de M. G. Klebs, comprennent deux groupes : le premier, celui des *Euglenæ*, est composé par les genres *Euglena*, *Phacus*, *Trachelomonas*, *Ascoglena*, *Eutreptia*, *Colacium* ; le second, celui des *Astasiæ*, ne renferme que les trois genres *Astasia*, *Rhabdomonas* et *Menoïdium* (1) ; pour M. G. Klebs, les *Euglenaceæ* sont des Protozoaires ; il reconnaît bien, à la vérité, qu'ils possèdent avec les Chlamydomonadinées des caractères communs : vacuoles pulsatiles, point oculiforme, chromatophores verts ; mais l'organisation et le développement lui paraissent présenter de grandes différences dans les deux familles.

Les *Astasiæ* ne possèdent pas de chlorophylle ; ils se nourrissent dans des liquides chargés de matières organiques ; ils jouent vis-à-vis des *Euglenæ* le rôle du *Polytoma uvella* Ehr. à l'égard des Chlamydomonadinées ; on peut donc leur appliquer ce que nous disions de ce dernier (2) : « Tout en plaçant le Polytoma uvella dans les Chlamydomonadinées, nous reconnaissons qu'il est assez difficile de se prononcer sur la nature de cet être ; en effet, il n'introduit pas d'aliments solides à son intérieur, cela ne fait pas de doute ; mais il vit dans un milieu chargé de substances organiques : urine, sang, etc., et pourrait fort bien se nourrir à la façon des parasites sans avoir besoin d'opérer la préparation des aliments par une digestion superficielle ; il y a sans doute là un cas de passage, un cas de nutrition mixte. » Etant donné que le groupe des *Astasiæ* est très imparfaitement connu, nous faisons les mêmes réser-

(1) Klebs, *loc. cit.*
(2) *Recherches sur les algues inférieures*, *loc. cit.*, p. 114.

ves en ce qui le concerne : nous ne nous occuperons que du groupe des *Euglenæ*.

Euglena

Le genre *Euglena* est généralement choisi comme type dans la famille ; cela tient à ce qu'il est beaucoup mieux étudié que les autres genres ; aussi n'avons-nous fait que vérifier la plupart des faits bien connus du développement (1), afin de voir si réellement ils se trouvaient en désaccord avec le caractère végétal ; nous avons conclu de cet examen qu'il faudrait sans doute établir une famille d'algues sous le nom d'*Euglenæ* (2). Plus récemment, M. A.-G. Garcin admet la nature végétale des *Euglena* (3) ; s'appuyant sur la germination du kyste en une foule de petits Euglènes qui sortent par rupture de la membrane, d'après M. Stein, il est conduit à placer ce genre dans la famille des *Siphonées*, tribu des *Sciadiées* ; nous n'avons pas vu cette germination du kyste d'*Euglena* à la façon d'un sporange de *Chlamydomonadinæ* et nous examinerons plus loin quelle place doit occuper la famille des *Euglenæ*.

On peut résumer le développement des *Euglena* de la manière suivante : les zoospores sont ovales ; le corps est plus ou moins allongé, souvent terminé en pointe ; il est susceptible de se contracter avec la plus grande facilité ; la partie antérieure du corps est souvent assymétrique ; on y voit parfois une sorte de petit conduit qui a été considéré comme un tube œsophagien. Son importance physiologique, en ce qui concerne l'introduction d'aliments solides, est nulle ; jamais la nourriture n'entre dans le protoplasma sous cet état ; d'ailleurs, l'existence de ce canal, ou plus exactement de ce cul-de-sac, n'est même pas générale dans le genre ; tout près se trouve le point oculiforme analogue à celui des autres algues inférieures, et les vacuoles contractiles en nombre variable. Il existe un noyau

(1) G Klebs, *Organisation einiger*, etc., *loc. cit.*
(2) *Observations sur les Cryptomonadinées*, *loc. cit.*
(3) A.-G. Garcin, *Sur le genre Euglena et sur sa place dans la classification* (Journal de Botanique, 1er août 1888).

qui occupe, selon les espèces, une position différente ; on observe encore dans le protoplasma des chromatophores verts, des corpuscules de *paramylon*, rarement un pigment rouge, *Euglena sanguinea* ; le mouvement des zoospores se fait à l'aide d'un flagellum inséré à la partie antérieure, au fond du cul-de-sac, et aussi par contraction du corps (métabolie).

La reproduction se fait par division longitudinale libre ; il y a aussi fréquemment production d'une mince couche gélatineuse.

Il se forme très souvent des colonies palmelloïdes, dans lesquelles les cellules peuvent conserver leur membrane propre après chaque bipartition.

Il y a enfin des kystes sphériques à membrane épaisse brunâtre qui germent plus tard, par bipartition, en nouvelles colonies ; les cellules deviennent libres plus ou moins rapidement selon le milieu dans lequel elles se trouvent.

Nous pouvons ajouter quelques indications relatives aux espèces que l'on rencontre le plus souvent aux environs de Caen : l'*Euglena viridis* Ehr. se trouve un peu partout ; l'*Euglena sanguinea* Ehr. est fort abondante à May ; elle couvre d'une couche épaisse les excavations des carrières de grès ; cette espèce conserve toujours dans cette station sa couleur verte ; mais il est très facile quand même de la distinguer de l'*Euglena viridis* ; enfin l'*Euglena acus* Ehr. est assez commune ; elle se trouve en exemplaires peu nombreux dans les réservoirs d'eau.

Si le genre *Euglena* est relativement bien connu, il n'en est pas de même des autres genres de la famille : la phase zoospore et la division longitudinale libre sont seules décrites pour la plupart des espèces ; c'est ce qui m'a engagé à faire de nombreuses cultures des *Phacus* et des *Trachelomonas*.

Phacus pleuronectes Nitsch.

(Fig. 16-21, Pl. I)

Cette espèce est assez commune ; le corps est fortement aplati ; il présente, sur l'un des côtés, une crête saillante qui va de l'avant à l'arrière ; la membrane est incolore ; elle offre

des stries longitudinales (fig. 16), et parfois d'autres stries beaucoup plus rapprochées en spirale; le corps est un peu plus long que large ; il se termine brusquement à sa partie inférieure par un petite pointe incolore oblique ; dans le protoplasma, sous la membrane, sont disposés assez régulièrement de nombreux chromatophores verts, disciformes, semblables à ceux que l'on trouve dans un grand nombre de végétaux ; le noyau est assez difficile à voir ; la membrane ne laisse que très lentement passer les réactifs colorants. On sait qu'elle offre une très grande résistance ; tandis que la membrane de l'*Euglena viridis*, sous l'influence de la pepsine, a presque complètement disparu au bout de 24 heures, celle du *Phacus* reste inaltérée (Klebs). Dans mes essais de coloration, le noyau du *Phacus pleuronectes* était encore presque invisible, alors que le noyau du *Glenodinium cinctum* et des *Euglena* se détachait fortement; ce noyau est assez gros : il se trouve à la partie postérieure du corps (fig. 16).

Au voisinage du noyau, se trouve un gros corpuscule très réfringent ; on lui attribue une composition voisine de celle de l'amidon : c'est le *paramylon* dont l'existence est générale dans la famille ; l'aspect de ce corpuscule est variable ; il est fréquemment sphérique et montre des stries concentriques jusqu'au centre (fig. 16 c) ; parfois la surface offre l'aspect d'un anneau ; quelquefois aussi l'intérieur de ce corpuscule est entièrement vide ; d'autres grains de paramylon se trouvent disséminés en nombre plus ou moins grand dans le protoplasma.

A la partie antérieure du corps, on trouve un long flagellum qui sert à la locomotion ; le mouvement consiste en une rotation avec progression ; il est d'ailleurs assez irrégulier à cause de la forme de la carapace.

Le point oculiforme se trouve situé tout près de la vacuole contractile, à l'avant ; il consiste en un ou plusieurs petits granules de protoplasma imprégnés d'un pigment rouge ; j'ignore le rôle exact de ce point oculiforme, à supposer qu'il en ait un, ce qui n'est point prouvé.

La reproduction ordinaire du *Phacus pleuronectes* se fait par

division longitudinale libre (fig. 16 a), elle est connue. On peut l'observer assez facilement : dans une culture ordinaire, tous les individus se sont divisés dès la fin de la troisième journée. M. Klebs signale avoir rencontré exceptionnellement une petite forme qui s'était divisée à l'intérieur d'une enveloppe gélatineuse; il ne donne aucune figure à l'appui de cette observation.

Il y a là cependant un mode de reproduction normal : le *Phacus pleuronectes* donne naissance à des colonies palmelloïdes analogues à celles que nous avons vues chez les *Cryptomonas* ; ces colonies se produisent en grand nombre, mais il faut savoir les trouver ; il est difficile de les obtenir dans des cultures ordinaires ; on ne peut guère qu'assister au début ; ce sont les plus gros individus qui sont destinés à former les colonies ; ils perdent la pointe incolore qui se trouve à l'extrémité postérieure du corps, leur flagellum disparaît, le protoplasma se condense ; ils arrondissent leurs contours ; on croirait alors avoir affaire à une espèce différente (fig. 17) ; puis le *Phacus* tourne lentement sur lui-même et cela peut durer assez longtemps; on constate alors facilement l'existence d'une enveloppe mucilagineuse, à stries concentriques, qui s'élargit de plus en plus ; le mouvement cesse et la division se produit ; toute trace de la carapace avec ses stries caractéristiques a disparu ; il y a formation de deux cellules, dont on reconnaît très bien la nature au gros corpuscule de paramylon qui se trouve dans chacune d'elles (fig. 18) ; c'est même la présence constante de ce corpuscule qui permet de reconnaître à coup sûr les colonies peu nombreuses de *Phacus*, au milieu des autres cellules d'algues ; ces colonies se trouvent dans les réservoirs d'eau ; il est bon de gratter les parois de ces réservoirs, de placer les résidus obtenus dans une cuvette peu profonde et de les dissocier ; on arrive ainsi à mettre en évidence des colonies composées de quatre, huit ou seize cellules (fig. 18-20) ; ces cellules sont souvent groupées par quatre ; elles ont des contours arrondis ; elles sont mises plus tard en liberté par dissolution de l'enveloppe mucilagineuse ; on continue toujours à distinguer les *chromatophores,* dans de telles colonies.

Il n'en est plus de même dans la période d'enkystement ; elle

est beaucoup plus rare à observer ; la cellule conserve sa forme elliptique et s'entoure d'une couche épaisse de gélatine comme dans le cas précédent; mais le corpuscule de paramylon prend un développement considérable ; il arrive à occuper presque les deux tiers de la cellule ; le reste contient un protoplasma jaunâtre, finement granuleux, sans trace de chromatophores (fig. 21). La germination de ces kystes n'a pu être obtenue jusqu'ici.

On peut constater combien le développement du *Phacus* se rapproche de celui des *Çryptomonas* et des algues inférieures en général ; une seule différence, sans importance, se remarque : les kystes des *Cryptomonas* ont une forme exactement sphérique, ce qui n'a pas lieu ici.

Nous n'avons pu jusqu'ici constater les mêmes phénomènes sur les autres espèces que nous avions à notre disposition : *P. longicauda*, *P. pyrum* ; mais il n'est pas douteux que les choses ne s'y passent exactement de la même façon.

Dans cette dernière espèce, il y a eu production de germes endogènes; nous avons suivi à nouveau la marche du parasite (fig. 23) ; elle a lieu absolument comme chez l'*Euglena viridis* ; la sortie des zoospores s'est effectuée brusquement par une rupture de la membrane de l'hôte ; ces zoospores sont très petites ; elles appartiennent certainement au *Sphaerita endogena* Dang.

Toutes les cultures que j'ai faites des diverses espèces de *Phacus* ont été ravagées par une Vampyrelle de grande dimension dont j'indiquerai quelques-uns des principaux caractères ; elle se rapproche beaucoup de la *V. vorax* qui vit de Diatomées et aussi, d'après Cienkowski, d'*Euglenæ* et de *Desmidiæ* (1) ; mais il me semble qu'une étude attentive pourrait sans doute arriver à l'en séparer ; quoi qu'il en soit, il faut admettre que cette Vampyrelle attaque de préférence les *Phacus* ; tous les individus appartenant à ce genre étaient en voie de disparaître alors que des *Synedra*, des *Navicula* et des *Gomphonema* restaient inattaqués.

La Vampyrelle entoure complètement le *Phacus* de son proto-

(1) Cienkowski, *Beiträge zur kenntniss der Monaden* (Arch. f. Mikros. Ana., Bd. I, 1865).

plasma et le digère assez rapidement ; elle laisse la membrane de cellulose sans changement appréciable, ainsi que le *paramylon* ; elle forme ensuite trois ou quatre zoospores qui sortent par des points différents du sporange ; ces zoospores se réunissent aussitôt après leur sortie en un plasmode volumineux (fig. 22) ; leur réunion dure peu ; elles se séparent et vont chacune de leur côté.

Ces zoospores se divisent, se conjuguent très fréquemment. Je n'ai pas observé la formation des kystes ; on trouverait peut-être là un moyen de caractériser cette espèce en admettant qu'elle soit différente de la *Vampyrella vorax* ; il n'est d'ailleurs pas possible de la confondre un seul instant avec la *Vampyrella Euglenæ* Dang.

Phacus alata Klebs (1)

Cette espèce doit prendre place tout près du *Phacus pleuronectes*, dont elle offre l'aspect général ; de chaque côté du corps, se trouvent deux ailes plus ou moins proéminentes, renfermant chacune un gros corpuscule elliptique de paramylon ; il est facile de reconnaître l'espèce à ce caractère. La membrane possède des stries longitudinales et la torsion en spirale, quoique beaucoup moins prononcée que dans le *Phacus longicauda* Ehr., est déjà sensible.

J'ai rencontré cette espèce en assez grande abondance à Moult-Argences ; la dimension moyenne des individus est un peu différente de celle qui est indiquée par M. Klebs : long. 24 µ ; larg. 16 µ, au lieu de : long. 19 µ ; larg. 6 µ.

Phacus ovum Ehr.

M. Stein a décrit cette espèce sous le nom de *Chloropeltis ovum* (2) ; avec M. Klebs, nous pensons qu'il n'y a pas lieu de la séparer des *Phacus* ; elle est caractérisée par ses extrémités obtuses et aussi par l'aspect de son corpuscule de paramylon : ce dernier est très gros et ressemble à un anneau ; il est situé

(1) Klebs, *loc. cit.*
(2) Stein, *loc. cit.*

non loin de la vacuole contractile. Il est facile de se rendre compte, en cultivant ce *Phacus*, du mode de sécrétion de l'enveloppe gélatineuse ; déjà Cienkowski (1) et Hofmeister (2) s'étaient appuyés sur la ressemblance de ces gaines chez les êtres que nous étudions, avec celles des autres algues pour classer les *Euglenæ* parmi les végétaux. On est d'ailleurs loin d'être fixé sur la manière dont ces gaines se produisent ; il est admis assez généralement qu'elles proviennent d'une gélification des couches externes de la membrane (3) ; M. Bower pense que le protoplasma a la faculté de pénétrer la membrane de manière à produire des sécrétions externes (4) ; en ce qui concerne les gaines des Nostocacées, M. Gomont se rangerait plus volontiers à cette opinion (5).

Chez les *Euglenæ* et les *Cryptomonadinæ*, je pense que les gaines sont toujours produites par une exsudation du protoplasma à travers la membrane ; chez le *Phacus ovum* en particulier, le doute est impossible : la zoospore tourne lentement pendant que se produit l'enveloppe gélatineuse ; sa membrane reste intacte ; au bout de plusieurs jours, la gaine peut atteindre une épaisseur de 8 μ ; quant à la présence des stries concentriques, on pourrait peut-être admettre qu'elles sont dues à la différence d'activité du protoplasma aux différentes heures de la journée.

Phacus parvula Klebs (6)

Nous avons rencontré récemment cette espèce dans une excursion aux environs de Bernières, près de Caen ; elle se trouvait en assez grande abondance en compagnie des *Phacus pyrum* Ehr., *Phacotus angulosus* Stein, *Pandorina Morum*, etc. ; elle se

(1) Cienkowski, *Bot. Zeitung*, 1865.
(2) Hofmeister, *Pflanzenzelle*.
(3) Consulter : Klebs, *Ueber die organisation der Gallerte bei einiger Algen und flagellaten*. — Schmitz, *Sitzungsb, d. nieder. Ges.* Bonn, 1880. — Strasburger, *Uber den Bau und das Wachstum der Zellhaute*. Jena, 1882.
(4) Bower, *Report of the British Association for advancement of sciences*, Meeting, 1883, p. 525.
(5) Gomont, *Enveloppes des Nostocacées filamenteuses* (Bulletin de la Société Botanique, séance du 23 mars 1888)
(6) Klebs, *loc. cit.* Tafel III, fig. 5, p. 313.

distingue facilement des autres espèces par sa forme ovale assez allongée et ses faibles dimensions : long. : 12 à 17 μ ; larg. : 6 à 9 μ ; le corps est aplati, presque symétrique, l'échancrure antérieure étant peu prononcée ; il se termine fréquemment à la partie postérieure par une petite pointe incolore : le point rouge est très visible et situé près de la vacuole contractile ; le corpuscule de paramylon occupe une position centrale ; la chlorophylle est fixée sur des chromatophores fréquemment peu distincts du protoplasma.

Les zoospores de cette espèce sont remarquables par leur agilité ; leur membrane paraît souvent être complètement lisse : la striation n'est jamais, en tout cas, aussi prononcée que dans les autres espèces.

M. Klebs a vu cette espèce se diviser à l'intérieur d'une légère enveloppe ; il a observé également la division longitudinale libre : nous n'avons pu que vérifier l'exactitude de ses observations.

Trachelomonas

(Fig. 24-29)

On place généralement les *Trachelomonas* tout près des *Phacus* ; il faut noter cependant quelques différences : le corps est symétrique ; il ressemble à un petit tonneau ; la tunique est généralement colorée en brun rougeâtre ; elle présente des aspérités, des ornements qui servent à distinguer les espèces ; elle est percée à son sommet d'un orifice circulaire qui donne passage à un très long cil ; à l'intérieur de cette tunique, se trouve une zoospore à membrane propre. La reproduction est insuffisamment connue ; il y a division du protoplasma à l'intérieur de la tunique en deux zoospores ; l'une d'elles sort en s'étirant par l'ouverture antérieure, l'autre reste dans la tunique (Klebs). Les zoospores récemment sorties offrent une belle couleur verte due à des chromatophores ordinaires ; cette couleur existe également chez les individus âgés, mais se trouve masquée par la tunique ; ces zoospores ont un protoplasma très vacuolaire, surtout à la partie postérieure ; elles peuvent

passer de la forme d'un tonnelet à celle d'une Euglène, à tel point qu'il ne devient possible de les reconnaître que par la longueur considérable du cil ; à cet état, le corps est susceptible de se contracter avec la plus grande facilité ; c'est à la ressemblance dont nous venons de parler qu'il faut attribuer l'imperfection de nos connaissances sur le développement de ces êtres ; nous avons réussi à observer la production de colonies dans l'espèce suivante, qui est une des plus communes.

Trachelomonas hispida Stein (1)

(Fig. 24 et 26-29)

Cette espèce se distingue facilement des autres par les petites épines qui garnissent la surface de la tunique. M. Klebs a déjà observé la division du protoplasma en deux zoospores à l'intérieur de la tunique ; mais ce n'est pas là le seul mode de reproduction ; assez fréquemment, il y a formation de colonies palmelloïdes : elles ressemblent si bien à celles des Euglènes que l'on peut facilement les confondre ; d'ailleurs, il est presque impossible d'obtenir des cultures à l'état de pureté ; dans quelques cas favorables cependant, j'ai vu la zoospore briser sa tunique, et tout à côté des débris, se diviser en deux, puis en quatre cellules (fig. 26-27) ; au stade deux, le point rouge est encore très apparent ; le protoplasma est dense. On peut, jusqu'à un certain point, lorsqu'on s'est assuré de l'aspect de ces colonies, les reconnaître ensuite, même dans le cas où les débris de la tunique manquent ; comme vérification, le procédé suivant donne de bons résultats. On prend une solution de potasse peu concentrée ; sous l'influence de ce réactif, les Euglènes et leurs colonies se désorganisent assez vite, tandis que les colonies de *Trachelomonas* offrent une résistance plus grande ; il y a une question de degré dans cette méthode qui ne peut seule conduire à une certitude absolue, mais qui est néanmoins très utile.

(1) Stein, *loc. cit.*

Trachelomonas volvocina Ehr.

(Fig. 25)

La tunique est lisse le plus souvent, moins colorée que dans l'espèce précédente ; les individus varient beaucoup en grosseur. Il nous a été possible de voir le noyau très nettement : ce noyau occupe la partie postérieure du corps; il est parfois rejeté un peu sur le côté ; son contour est sphérique, parfois il se montre allongé dans le sens de la largeur de la tunique ; il se colore également dans toutes ses parties : je n'ai pas aperçu jusqu'ici de nucléole. Le noyau du *Trachelomonas hispida* présente les mêmes caractères.

Ces deux espèces se montrent en plus ou moins grande quantité dans presque toutes les récoltes d'algues d'eau douce ; elles sont attaquées, assez rarement du reste, par le *Sphærita endogena* Dang. (fig. 24 p.)

En résumé, on peut dire que les *Trachelomonas* sont des algues inférieures ; il n'y a même rien dans ce genre qui indique un vestige de tube digestif ou qui puisse être interprété comme tel; mais ces êtres sont encore trop imparfaitement connus pour que leur place dans la famille des *Euglenæ* piusse être considérée dès maintenant comme définitive ; à plus forte raison doit-on faire les mêmes réserves en ce qui concerne les genres *Ascoglena* Stein et le genre *Eutreptia* Perty.

Quant au genre *Colacium*, nous croyons que sa place est dans la famille des Chlamydomonadinées.

Il nous est possible d'esquisser les principaux caractères de la nouvelle famille d'algues inférieures qui vient d'être étudiée.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA FAMILLE DES EUGLENÆ

Les zoospores sont parfois symétriques, *Trachelomonas*, généralement assymétriques, *Euglena*, *Phacus* ; la menbrane de la cellule possède, selon les genres et les espèces, des ornements variés : crêtes, stries longitudinales, épines, ponctuations, etc. Il peut exister une sorte de petit canal antérieur très

court, *Euglena* ; on le désigne souvent sous le nom de tube œsophagien, mais son existence n'est même pas générale dans le genre : il n'a nullement l'importance physiologique qu'on voudrait lui attribuer ; c'est peut-être un vestige de l'organisation des Flagellés auxquels la famille des *Euglenæ* se rattache par la base, mais certainement il ne sert plus à l'introduction d'aliments solides ; le point oculiforme est très apparent dans toutes les espèces, il est constitué par une masse de protoplasma plus ou moins granuleuse, imprégnée de pigment ; est-il réellement utile au point de vue de la direction ? joue-t-il le rôle d'un œil ? on l'ignore ; mais le fait fût-il prouvé que cela ne nuirait en rien à nos conclusions sur le caractère végétal de ces êtres ; cet organe existe chez un grand nombre d'algues à nature bien établie : il y a une ou plusieurs vacuoles contractiles qui se trouvent situées près du point oculiforme.

Les zoospores possèdent un cil inséré à l'avant, au fond du canal, *Euglena* (Klebs), au point de départ de la crête longitudinale, *Phacus*, faisant saillie au dehors par une ouverture circulaire de la tunique, *Trachelomonas*, et dans ce cas, très long.

La chlorophylle est fixée sur des chromatophores plus ou moins larges, de forme sphérique ou elliptique, ordinairement assez nombreux ; dans le protoplasma on rencontre des corpuscules d'une substance particulière voisine de l'amidon et que l'on désigne sous le nom de *paramylon* ; l'iode ne les colore pas en bleu : ils présentent souvent des stries concentriques ; ils sont pleins ou évidés.

Le noyau occupe une position variable dans la cellule ; il est ovale ou sphérique ; parfois entouré d'une paroi, *Euglena Ehrenbergii* (Klebs) ; le nucléole existe fréquemment.

La *métabolie* est assez générale dans cette famille ; elle coexiste avec le mouvement ordinaire de locomotion par rotation du corps.

La reproduction peut se faire par division longitudinale libre, *Phacus*, *Euglena* ; il y a également formation de deux

zoospores à l'intérieur de la tunique d'enveloppe, *Trachelomonas*.

Très fréquemment, il se produit des colonies palmelloïdes, *Euglena*, *Phacus*, etc. ; plusieurs cas sont à distinguer : la bipartition du corps est suivie à chaque fois de la formation d'une nouvelle cloison ; il en résulte un ensemble de cellules ayant conservé chacune une enveloppe propre ; d'autres fois, les cellules se divisent dans une masse mucilagineuse, sans que l'on puisse distinguer les membranes secondaires ; il y a d'ailleurs toutes les transitions entre ces deux états ; les zoospores sont mises en liberté par dissolution ou destruction des enveloppes.

L'enkystement a lieu sous l'influence de conditions défavorables ; la cellule peut rester elliptique et s'entourer d'une couche épaisse de gélatine à stries concentriques ; le protoplasma est granuleux, les chromatophores ne sont plus distincts, le corpuscule de paramylon acquiert un volume considérable, *Phacus ;* d'autres fois la cellule prend une forme sphérique et brunit son épaisse membrane, *Euglena*.

La nutrition a nettement le caractère végétal dans cette famille : jamais aucune parcelle d'aliments solides ne pénètre à l'intérieur du corps ; la chlorophylle supplée à l'insuffisance de la digestion superficielle.

Cette famille des *Euglenæ* se relie par la base aux Flagellés à digestion interne, comme les *Peranema* par le groupe des *Astasiæ*, organismes sans chlorophylle qui ne peuvent vivre que dans des milieux chargés de matières organiques.

Nous ne nous attarderons pas à discuter les raisons invoquées ordinairement par les naturalistes pour justifier la place qu'occupent dans les Protozoaires les deux familles des *Euglenæ* et des *Cryptomonadinæ* : l'absence de tube digestif étant prouvée, la pénétration d'aliments solides à l'intérieur du corps n'ayant pas lieu, les autres objections disparaissent d'elles-mêmes ; mais c'est à condition que l'on ne continuera pas à mécon-

naître les caractères de parenté des organismes inférieurs ; la différenciation végétale, nous ne saurions trop le répéter, commence avec le changement dans le mode de nutrition ; ce changement n'entraîne pas immédiatement la disparition radicale des caractères du Protozoaire ; une zoospore de Chytridinée a un caractère d'animalité frappant ; cependant cette zoospore va germer, émettre de longs filaments mycéliens ; la transition n'est donc pas brusque, et l'on aurait tort de juger la nature d'un organisme par une des phases de son développement ; on s'exposerait à commettre des erreurs graves.

Ceux qui placent les *Euglenæ* et les *Cryptomonadinæ* dans les Protozoaires, n'ont, en effet, considéré que la phase active ; les zoospores appartenant au règne végétal conservent plus ou moins longtemps les caractères des Flagellés : cils vibratiles, vacuoles contractiles, mouvement amiboïde, etc. ; l'importance de cette phase d'activité diminue à mesure que l'on s'avance vers les groupes supérieurs d'algues ; mais il en reste fort longtemps des traces ; assez longue dans les *Euglenæ*, *Cryptomonadinæ*, *Chlamydomonadinæ*, *Volvocinæ*, elle diminue d'importance dans les *Tetrasporæ* ; elle est éphémère dans les *Cladophoræ*, les *Œdogoniæ*, etc. ; il faut bien remarquer d'ailleurs que la phase zoospore est entièrement subordonnée aux conditions de milieu ; que l'eau vienne à manquer, les zoospores perdent leurs cils et continuent quand même à se reproduire en formant des colonies palmelloïdes vertes dont le caractère végétal est aussi indiscutable que la germination d'une Chytridinée ; ces zoospores peuvent aussi soit s'enkyster, soit former des oospores par des procédés qui varient avec les genres et les espèces ; l'étude des Protozoaires est trop peu avancée pour que nous puissions, sur ce point, faire des comparaisons et porter un jugement définitif ; nous dirons cependant qu'il est difficile de confondre un kyste d'Infusoire ou de Flagellé avec une oospore ou un kyste d'algue inférieure ; le genre *Chlamydomonas* est placé par nombre de naturalistes dans les Flagellés ; nous avons montré cependant que la formation des oospores dans ce genre se fait d'une manière analogue à celle

qui existe chez les conjuguées et peut lui être comparée ; en général, la nature cellulosique des membranes, l'abondance de l'huile et de l'amidon et surtout la présence de la chlorophylle normale ou masquée par de l'hématochrome, *existant simultanément*, caractérisent le stade de repos des algues inférieures.

La présence de la chlorophylle a une importance considérable ; le présent travail réduit le nombre des animaux colorés en vert ; encore cette chlorophylle est-elle chez ces êtres sous un état particulier. Tandis que dans les *Euglena*, *Phacus*, *Trachelomonas*, etc., elle est fixée sur des chromatophores appartenant indubitablement à la cellule elle-même, dans les animaux, cette chlorophylle est localisée sur des corpuscules que l'on attribue à la présence d'une algue parasite. Cette opinion, soutenue par Brandt (1), est très vraisemblable ; des cultures entreprises sur les animaux colorés par ces corpuscules, m'ont convaincu de la réalité du parasitisme ; dans des cultures faites sur le *Paramecium bursaria*, infusoire très commun, je crois avoir réussi à élever l'algue en dehors de son milieu normal ; j'aurais vu la cellule verte s'entourer d'une forte membrane et diviser son contenu en quatre cellules, mises plus tard en liberté par rupture de la membrane. Je ne donne ces observations que sous la forme dubitative, car il serait possible à la rigueur que j'aie commis une erreur par suite de la présence d'une algue étrangère ingérée par l'infusoire ; je ne le crois pas cependant ; en attendant les vérifications qui ne pourront tarder, on admettra facilement que l'hypothèse émise par Brandt d'une algue parasite est tout à fait rationnelle ; en effet, si la chlorophylle appartient en propre à l'individu, n'est-il pas étonnant de voir qu'elle existe dans une espèce et qu'elle manque dans l'espèce voisine ? La similitude des corpuscules n'est-elle pas même une preuve en faveur de la nature indépendante de ces corpuscules ? L'idée d'une algue parasite est d'ailleurs admise, avec raison je crois, par nombre de naturalistes.

(1) Brandt, *Ueber das Zusammenleben von Thieren und Algen* (Sitzb. d. Naturf Ges). Berlin, 1881.

Dès lors nous pourrions dire que lorsque la chlorophylle existe chez les animaux, elle est toujours due à une algue ; *Convoluta Schultzii*, *Paramecium Bursaria*, *Vaginicola grandis*, *Ophrydium versatile*, *Spongilla*, *Hydra viridis*, *Stentor polymorphus*, etc. ; à notre connaissance, il y aurait seulement deux exceptions : l'une vient de Miss Jessie A. Sallit, qui attribue à la *Vorticella chlorostigma* de la chlorophylle diffuse dans le protoplasma qui est très transparent (1) « its colour is a *very delicate* green ; it appears loosely held by the protoplasma ; slight pressure causes the cólour to dissapear ; it is quickly dissolved by alcool » ; d'après une remarque jointe à ce travail par M. E. Ray Lankester, le professeur Engelmann d'Utrecht a aussi décrit une Vorticelle dans laquelle la chlorophylle se trouve dissoute dans le protoplasma.

Dans l'état actuel de la science, ces observations affectent un tel état d'exception qu'elles auraient grand besoin d'être vérifiées ; j'ai eu l'occasion de recueillir et d'observer presque tous les animaux qui possèdent de la chlorophylle : je ne l'ai jamais vue en dissolution dans le protoplasma ; ne pourrait-on point croire que dans les deux cas précédents la chlorophylle venait soit d'aliments ingérés, soit d'une décomposition de l'algue ? Le fait aurait une grande importance.

Il paraît donc nécessaire de vérifier si les deux observations précédentes sont exactes et de chercher si la chlorophylle, lorsqu'elle existe chez des êtres dont le caractère animal ne peut être mis en doute, appartient toujours à une algue parasite ; nous avons déjà fait remarquer ailleurs que la couleur verte de certains héliozoaires était due à des aliments absorbés (2) ; il nous paraît probable jusqu'ici que la chlorophylle n'appartient qu'au règne végétal ; chez les champignons, elle est inutile, la digestion superficielle étant très active ; elle est nécessaire chez la plupart des algues où cette digestion n'existe pas au même degré.

(1) Jessie A. Sallit, *On the chlorophyll corpuscles of some Infusoria.* Quaterl. Jour. 1884.
(2) P.-A. Dangeard, *Recherches sur les organismes inférieurs*, *loc. cit.*

A l'importance du mode de nutrition pour la distinction des végétaux et des animaux, s'ajouterait donc un caractère de grande valeur en ce qui concerne la distinction des algues inférieures : la présence de la chlorophylle normale.

Dans nos *Recherches sur les organismes inférieurs*, nous avions constaté l'indécision qui règne au sujet de la nutrition chez les Myxomycètes et nous avions dit qu'il y aurait grand intérêt à posséder à ce sujet des notions exactes pour fixer définitivement la place de ces êtres dans la classification ; depuis cette époque nous avons examiné quelques plasmodes : ceux du *Fuligo septica*, si commun sur le tan ; du *Spumaria alba*, que l'on trouve sur les gazons, sur l'herbe des prés ; de l'*Arcyria punicea* Pers., de l'*Arcyria cinerea* et de quelques autres espèces encore indéterminées ; nous avons essayé dans de nombreuses expériences de faire pénétrer à l'intérieur de leur protoplasma soit des granules d'indigo, de carmin, ou autres particules solides, et toujours sans aucun succès ; cela vient confirmer le résultat de cultures faites par M. Roze sur le plasmode de *Badhamia capsulifera* Berk., *Sphærocarpus capsulifer* Bul. : « Je puis dire que je n'ai jamais distingué, dit M. Roze (1), dans l'intérieur de ce plasma d'autres corps étrangers que des spores provenant de cette même espèce, et qu'il m'était facile de suivre ces spores au milieu des courants granuleux, entraînées qu'elles étaient d'abord avec la même rapidité que les granules par la force de ces courants, puis rejetées dans la portion inerte de la masse plasmique, enfin abandonnées sur le porte-objet par suite des mouvements mêmes du plasmodium. Il me serait impossible de voir là la moindre apparence d'absorption nutritive et je serais porté à croire que la nutrition de ces plasmodiums s'effectue plutôt par la partie hyaline, extérieure du plasma, que par le milieu de la masse, à la façon d'une digestion animale. »

M. Brefeld (2) n'a jamais réussi à faire pénétrer des aliments solides à l'intérieur des plasmodiums qu'il cultivait.

(1) E. Roze, *Des Myxomycètes et de leur place dans le système* (Bulletin de la Société botanique de France, 26 décembre 1873).
(2) Brefeld, *Untersuchungen über schimmelpilze.*

Tout porte donc à croire que, chez les Myxomycètes, la digestion a lieu superficiellement comme chez tous les végétaux.

Il n'en serait pas de même chez les Péridiniens ; M. Pouchet avait déjà signalé des enclaves à l'intérieur des *Polykrikos* ; plus récemment M. E. Bovier-Lapierre a réussi à leur faire absorber des grains d'amidon et autres corps semblables (1) ; ces observations sont fort intéressantes ; elles soulèvent plusieurs questions dont la solution actuellement est impossible. Tous les Péridiniens doivent-ils être divisés en deux groupes : les uns à digestion nettement animale, tels que les *Polykrikos*, évoluant vers les Noctiluques ; les autres à coloration verte, *Ceratium*, *Gymnodinium*, évoluant vers les végétaux ? il me semble encore impossible de se prononcer actuellement. M. E. Bovier-Lapierre, dans une seconde communication, décrit chez les *Polykrikos* une reproduction par bourgeonnement (2) ; or, on ne connaît rien de semblable jusqu'ici dans les Péridiniens ordinaires ; et il faut bien se garder de confondre avec des *bourgeons* les sporanges extérieurs à l'hôte des *Chytridium* (3) ; on voit qu'il reste encore dans le groupe des Péridiniens de nombreux points à éclaircir.

Il ne suffit pas de faire ressortir les affinités végétales d'un groupe, de noter son point de départ, il est bon de chercher à suivre son évolution vers les groupes supérieurs.

M. A.-G. Garcin place les *Euglena* dans la tribu de Sciadiées (4), ce qui implique déjà un degré de différenciation très accentué : les Sciadiées possèdent des sporanges ; ce fait les rapproche des Chlamydomonadinées ; elles leur sont certainement supérieures dans la classification.

Je pense que l'on devra plutôt chercher du côté des Desmidiées ; dans cette famille, le sporange manque ; il y a par contre

(1) E. Bovier-Lapierre, *Observations sur les noctiluques* (Biologie, décembre 1886).

(2) E. Bovier-Lapiérre, *Nouvelles observations sur les Péridiniens appartenant au genre Polykrikos* (Biologie, 30 juin 1888).

(3) P.-A. Dangeard, *Les Péridiniens et leurs parasites, loc. cit.*

(4) A.-G. Garcin, *Sur le genre Euglena et sur sa place dans la classification* (Journal de Botanique, 1er août 1888).

une division longitudinale libre ; c'est elle qui doit nous guider. Supposons une Desmidiée quelconque avec son échancrure, sa carapace revêtue d'ornements divers : il ne lui manque qu'un cil pour ressembler à une *Euglenæ* ; la symétrie en effet ne peut être qu'un caractère secondaire ; la faculté de se mouvoir existe à divers degrés ; elle est très prononcée dans les *Penium*, *Closterium* ; il existe des vacuoles contractiles ; il se forme comme chez les *Phacus* une couche épaisse, gélatineuse ; elle provient également d'une exsudation du protoplasma à travers la membrane. La division, à tout considérer, n'est qu'une division longitudinale libre ; on sait que chez les Desmidiées, le cloisonnement se fait par le milieu de la cellule ; chaque moitié, sans changer de forme, reproduit une nouvelle moitié semblable ; les deux sont donc d'âge différent. Il en est ainsi chez les *Euglenæ* et chez les *Cryptomonadinæ* ; mais ici les phénomènes se précipitent et la nouvelle moitié se forme rapidement ; les Desmidiées, il est vrai, produisent des oospores ; mais cela n'a rien qui puisse nous surprendre : deux genres voisins pouvant présenter à cet égard de grandes différences.

Par suite de l'absence de quelques êtres intermédiaires qui, s'ils existent, ne sont pas décrits, l'intervalle entre ces familles est encore assez sensible ; les affinités des Desmidiées sont peu connues et nous croyons qu'il est utile d'appeler l'attention de ce côté.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Cryptomonas erosa Ehr., fig. 1-15.

Fig. 1. Zoospore normale avec son échancrure antérieure placée sur le côté, assez bas.

Fig. 2. La membrane a été mise en évidence au moyen de l'alcool absolu ; le noyau est visible à la partie postérieure du corps ; il s'est produit une vacuole en face l'échancrure.

Fig. 3. Zoospore examinée un peu avant la division ; elle est arrondie aux deux extrémités.

Fig. 4. La séparation est sur le point de se faire définitivement.

Fig. 5. Un kyste.

Cryptomonas ovata Ehr., fig. 6-15

Fig. 6. Zoospore normale ; on distingue la membrane, la couche chlorophyllienne c, les grains d'amidon, la vacuole contractile v, l'espace antérieur p ; cet espace est limité par de petits granules de protoplasma condensé ; une série de ponctuations, disposées en spirale, paraissent occuper la face interne de la membrane.

Fig. 7. *Chlamydomonas Reinhardti* Dangeard montrant un espace antérieur analogue à celui du *Cryptomonas ovata.*

Fig. 8. Colonie de quatre cellules appartenant au *Cryptomonas ovata* ; ce cellules sont plongées dans une masse gélatineuse.

Fig. 9. Colonie de huit cellules en deux groupes.

Fig. 10. Colonie de seize cellules disposées en quatre groupes.

Fig. 11. Nombreux kystes de cette espèce réunis dans une masse gélatineuse commune.

Fig. 12. Un kyste sur le point de germer ; la membrane a augmenté considérablement d'épaisseur, elle montre maintenant des stries concentriques.

Fig. 13. Deux kystes ayant donné chacun deux cellules ; la division va se continuer ; il se forme ainsi de nouvelles colonies palmelloïdes.

Fig. 14. Un kyste avec sa membrane propre et la couche épaisse gélatineuse qui l'entoure.

Fig. 15. Zoospore de *Cryptomonas* avec trois germes endogènes ; dans un de ces germes, les zoospores sont fermées et sur le point de sortir.

Phacus pleuronectes Nitsch, fig. 16-21.

Fig. 16. Une zoospore montrant son noyau n, son corpuscule de paramylon avec stries c, sa vacuole contractile et ses chromatophores discoïdes ; on distingue facilement les stries longitudinales de la membrane d'enveloppe.

Fig. 16 a. Formation libre de deux zoospores par division longitudinale.

Fig. 17. Zoospore arrondie ; elle se sécrète une paroi de gélatine en tournant lentement sur elle-même.

Fig. 18. Colonie palmelloïde de deux cellules ; on aperçoit dans le protoplasma le corpuscule de paramylon caractéristique.

Fig. 19. La division se continue.

Fig. 20. Colonie de huit cellules disposées en deux groupes.

Fig. 21. Deux cellules enkystées ; les chromatophores ne sont plus distincts ; le protoplasma est finement granuleux et le corpuscule de paramylon occupe les 2/3 de la cellule ; tout autour du protoplasma se trouve une couche épaisse gélatineuse.

Vampyrella, fig. 22.

Fig. 22. Vampyrelle attaquant les *Phacus* ; trois zoospores sortent simultanément du sporange et s'unissent aussitôt en un plasmode unique, pour se séparer un peu plus tard ; il ne reste dans le sporange que des traces de la membrane du *Phacus* ; le corpuscule de paramylon est peu attaqué.

Phacus pyrum Ehr., fig. 23.

Fig. 23. Individu renfermant le *Sphaerita endogena* Dangeard ; les zoospores s'échappent par une rupture de la membrane.

Trachelomonas, fig. 24-29.

Fig. 24. *Trachelomonas hispida* Stein. Au travers de la tunique on aperçoit un kyste du *Sphaerita endogena* avec sa vacuole interne.

Fig. 25. Zoospore de *Trachelomonas volvocina* Ehr. récemment sortie de sa tunique ; on voit très bien la vacuole contractile et le point oculiforme ; la partie postérieure du corps est vacuolaire.

Fig. 26. Division en deux cellules d'une zoospore de *Trachelomonas hispida* près des restes de sa tunique.

Fig. 27. Colonie palmelloïde de la même espèce, formée de quatre cellules ; tout à côté une valve de la tunique.

Fig 28. Zoospore de la même espèce ; elle ressemble complètement à cet état à une Euglène ; elle ne s'en distingue que par la longueur du cil qui est considérable ; le corps se contracte avec la plus grande facilité.

Fig. 29. Zoospore recouverte de sa tunique ; le protoplasma se sépare de la paroi ; il est étranglé en son milieu comme pour une division transversale.

MÉMOIRE

SUR

LES CHYTRIDINÉES

Par M. P.-A. DANGEARD

Les travaux publiés sur la famille des Chytridinées sont nombreux ; ils n'ont point encore été soumis à un examen d'ensemble ; aussi la nécessité d'une Monographie se fait-elle vivement sentir ; plusieurs genres et de nombreuses espèces devront être l'objet de nouvelles études avant d'être adoptés à titre définitif ; malheureusement, il nous est encore impossible d'entreprendre d'une manière fructueuse un travail de ce genre ; nous nous bornerons donc à apporter de nouveaux matériaux d'étude ; toutefois, nous y joindrons dans la partie historique quelques indications sur les principaux résultats acquis et quelques observations critiques ; nous continuerons d'ailleurs comme précédemment à poser les jalons qui devraient servir de guide dans une révision de la famille.

I

HISTORIQUE

Dans le groupe des champignons, la famille des Chytridinées est une des plus intéressantes : placée à la base du règne végétal, constituée par des êtres doués de mouvement pendant une grande partie de leur existence, ses limites sont restées indécises jusque dans ces dernières années ; cette famille n'est d'ailleurs connue que depuis fort peu de temps.

Braun, le premier, reconnut et décrivit bien les principaux caractères des espèces qu'il rencontra (1) ; il signale l'exis-

(1) A. Braun. *Ueber Chytridium eine Gattung einzelner schmarot. auf. algen und Infusorien* (Monatsbericht d. Kœnig. Preuss. Akad. d. Wissens. zu Berlin 1855-1856). — Sur quelques végétaux parasites microscopiques du genre *Chytridium* (Verhandlungen der section fuer Botanik und Pflanzenphysiologie, Flora 1856).

tence de zoospores très petites, globuleuses ou oblongues ; leur mode de sortie du sporange par une ou plusieurs papilles, par un col allongé ou bien encore par des ouvertures munies d'opercules. Il fait remarquer, dès cette époque, qu'il faut bien se garder de prendre ces êtres parasites pour les organes des plantes nourricières destinées à former les spermatozoïdes. Les nombreuses espèces qu'il décrivit avaient pour habitat soit des algues : *Chytridium Olla* sur l'*Œdogonium rivulare*, *Ch. Lagenula* sur *Melosira varians* et *conferva bombycina*, *Ch. globosum* sur *Œdogonium fonticola*, etc.; soit des champignons : *Ch. Saprolegniæ*, ou même des grains de pollen : *Ch. pollinis Pini ;* il établit des sections sous les noms de *Phlyctidium*, *Olpidium*, *Rhizidium ;* ces remarquables travaux ouvraient une voie féconde en découvertes.

Schenk décrit deux nouvelles espèces : le *Rhizidium intestinum* et le *Chytridium Lagenaria ;* il observe chez les zoospores des déformations amiboïdes et donne une bonne description du développement (1).

Cienkowski étudie avec détails le *Rhizidium confervæ glomeratæ* sp. nov.; il suit les diverses phases de la pénétration du parasite dans la cellule hospitalière (2).

Dans leur supplément à l'histoire des Chytridinées (3), De Bary et Woronin nous font connaître un genre très intéressant qu'ils désignent sous le nom de *Synchytrium*. Le S. Taraxaci constitue dans les feuilles de *Taraxacum officinale* des taches de couleur orangée ; elles sont dues à des cellules ou sores dont le protoplasma, à maturité, se divise sous la membrane commune en nombreux zoosporanges : ces derniers deviennent libres par destruction de la membrane et donnent naissance dans l'eau à de nombreuses zoospores, qui sortent par une papille. Ces mêmes savants décrivent encore plusieurs espèces : le *Chytridium ? Ane-*

(1) A. Schenk. Uber das Vorkommen contractiler Zellen im Pflanzenreiche Wurzburg, 1858, et (Verhandl. der phys. med. Gesellschaft zu Wurzburg VII).

(2) Cienkowski. *Rhizidium confervæ glomeratæ* (Bot. Zeitung, 1857).

(3) De Bary et Woronin. Beitrag zur Kenntniss der Chytridieen. Freiburg, 1863 (Annales des sciences naturelles, 5e série, t. III).

mones que M. Woronin a placé plus tard (1) dans les *Synchytrium;* le *Chytridium roseum*, rencontré sur la terre de vieilles cultures où il formait une masse de granules roses ; et enfin le *Chytridium simulans*, incomplétement connu. Plus récemment M. Maxime Cornu a fait remarquer (2) que le *Chytridium roseum*, qui avait été considéré comme non parasite, ne différait probablement pas sous ce rapport des autres espèces.

M. Kny indique le mode de vie du *Chytridium Olla* Braun et la germination des zöospores qui envoient dans l'oogone de la plante nourricière des filaments brillants (flimmerfaden) (3) ; dans la seconde communication, il distingue sous le nom d'*Olpidium Sphacellarum* un parasite du *Cladostephus spongiosus ;* il y aurait lieu d'étudier à nouveau ce parasite.

M. Cohn suit le développement complet du *Chytridium globosum* Braun sur des Clostéries et sur le *Navicula viridis* (4); on lui doit également le *Chytridium Polysiphoniæ* et le *Chytridium entosphaericum* (5), espèces incomplètement connues.

A signaler encore le *Chytridium minus* Lacost et Suring (6) et le *Chytridium Barkerianum* Archer (7).

Nous arrivons, avec les travaux de M. Maxime Cornu, à une période pendant laquelle les découvertes sur la famille des Chytridinées vont se succéder rapidement.

M. Maxime Cornu démontre (8) le parasitisme de certaines productions qui avaient été, à diverses reprises, considérées comme les organes reproducteurs des Saprolégniées ; il est ainsi conduit à décrire trois nouveaux genres : *Olpidiopsis, Rozella, Woro-*

(1) Woronin. Bot. Zeitung XXVI p. 100.

(2) Maxime Cornu. Note sur le *Chytridium roseum*. De By. et A. Wor. (Bulletin Soc. Bot. de France, séance du 11 juin 1869).

(3) L. Kny. Ueber die Entwickelung des *Chytridium Olla* et Entwickelung einer Chytridiee (Sitzung. der naturforschender Freunde zu Berlin, 1871).

(4) F. Cohn. Ueber Chytridium (N. Act. Leop. Carol., vol. XXIV, p. 142).

(5) Hedwigia, 1865.

(6) Lacoste et Suringar. Nederlandsch Kruidkundig Archief, IV, 2, p. 275).

(7) Archer. In Quaterly Journal of microscopical science, 1867, p. 89.

(8). Maxime Cornu. Monographie des Saprolégniées (Annales des Sciences naturelles. Bot. 5e série, tome XV).

nina; il compare ce dernier genre aux *Synchytrium* et lui attribue des sporanges composés : la seule différence sensible à noter consiste en ce que, dans les *Synchytrium*, les sporanges restent au contact de la membrane commune, tandis qu'ils s'isolent dans les *Woronina.* Ce savant réussit à observer dans ses cultures la période d'enkystement dans de nombreuses espèces ; il conclut de ses recherches que les Myxomycètes et les Chytridinées sont deux familles voisines.

M. Fischer confirme la plupart des résultats précédents (1) ; il les complète sur plusieurs points ; ainsi, il indique la germination des kystes d'*Olpidiopsis* et celle des *Woronina.* Il conserve le genre *Rozella* pour deux espèces : le *Rozella septigena* Cornu et une nouvelle espèce ; les autres, *Rozella Monoblepharidis* Cornu, *Rozella Apodyæ* Cornu devront former un quatrième genre; à l'exemple de M. Maxime Cornu, il désigne sous le nom de *plasmodium* le plasma de ces parasites qui pénètre dans les cellules des Saprolégniées, s'y meut et se substitue peu à peu au protoplasma nourricier.

M. Woronin signale (2) sous le nom de *Chytridium Brassicæ* un parasite des *Brassica* qui a tous les caractères d'un *Olpidium*.

On doit à M. Nowakowski plusieurs mémoires intéressants. Dans le premier (3), il décrit quelques nouveaux *Chrytridium :* le genre *Obelidium* gen. nov. est formé par un mycélium dichotomique, du milieu duquel s'élève un sporange unicellulaire, séparé par une cloison ; les zoospores s'échappent par une ouverture latérale ; la seule espèce connue, l'*Obelidium mucronatum* Now., diffère à peine des *Rhizidium.* Les *Cladochytrium* Now. sont beaucoup mieux caractérisés ; le même mycélium peut donner lieu à plusieurs sporanges soit intercalaires, soit terminaux. Dans le second mémoire (4), l'auteur étudie scrupuleusement un parasite des

(1) A. Fischer. Untersuchen uber die parasiten der Saprolegnieen (Pringsheim's Jahrb. Bd. XIV).

(2) Woronin. Jahrbücher fur Wiss. Botanik (XI, 1878).

(3) L. Nowakowski. Beitrag zur kenntniss d. Chytridiaceen (Cohn's Beitr. z. Biolog. II, 1876).

(4) L. Nowakowski. *Polyphagus Euglenæ* (Cohn's Beit. II, 1876).

Euglènes qu'il désigne sous le nom de *Polyphagus Euglenæ :* le principal intérêt de ce travail réside dans la description d'une reproduction sexuelle ; plus récemment (1), il nous fait connaître une nouvelle espèce de *Polyphagus.*

On doit mentionner aussi les travaux de M. Schroter (2).

M. Sorokin, dans son Aperçu systématique des Chytridinées, résume et complète ses recherches antérieures (3) ; on trouvera là des renseignements qui pourront être d'un grand secours dans la récolte des matériaux d'étude ; malheureusement de nombreuses espèces, les *Olpidium* en particulier, et plusieurs genres sont créés sur des caractères tout à fait insuffisants. Quant aux genres bien caractérisés, *Catenaria*, *Zygochytrium*, *Tetrachytrium*, ils sont d'un grand intérêt ; mais leur place dans la famille des Chytridinées est actuellement une question d'appréciation personnelle ; ajoutons qu'il est impossible d'adopter les idées de M. Sorokin sur la réunion des Monadinées zoosporées et des Chytridinées dans une même famille ; les Monadinées sont des Protozoaires.

Nous avons à signaler en 1884 deux travaux de M. Karl Fisch ; il donne le nom générique de *Reesia* à un parasite vivant sur les *Lemna minor* et *Lemna polyrhiza;* la description qu'il en fournit (4) diffère peu de celle d'un *Olpidium* ; mais les zoospores se conjugueraient deux à deux pour former les cellules de repos : cette observation demande à être vérifiée ; la vérification aurait d'autant plus d'intérêt que le même auteur signale également une copulation de gamètes dans une espèce de *Chytridium* qu'il désigne sous le nom d'*Euchytridium Mesocarpi* (5).

L'année suivante, M. Borzi dédie à M. Nowakowski une Chy-

(1) L. Nowakowski. Ueber Polyphagus (Polnisch. abhand. der krakauer Acad. 1878).

(2). J. Schroter. Die Pflanzenparasiten aus der Gattung Synchytrium (Cohn's Beitr. 1875).

(3) N. Sorokin. Aperçu systématique des Chytridiacées recueillies en Europe et dans l'Asie centrale (Archiv. Bot. du Nord de la France, 1882).

(4) Karl Fisch. Beitraege zur Kenntniss der Chytridiaceen. Erlangen, in-8°, 1884.

(5) Karl Fisch. Ueber zwei neue Chytridiaceen (Sitzung. der phys. med. soc. zu Erlangen, 16 juin 1884).

tridinée nouvelle sous le nom de *Nowakowskia Hormotheca* (1) ; elle ressemble au *Polyphagus Euglenæ ;* elle en diffère cependant par le mode de formation des zoospores.

M. Felix Rosen constitue dans le genre *Chytridium* une section des *Dentigera* (2), pour grouper quelques espèces dont la papille du sporange présente des sortes de lanières ; cette section, par suite de la présence d'un renflement basilaire au sporange, devra plutôt être placée dans les *Rhizidium*. L'auteur s'attache plus spécialement à l'étude du *Chy. Zygnematis* sp. nov. qui vit sur les *Zygnema* ; cette algue nourrit un autre parasite : *Olpidium Zygnemicolum* Magnus (3).

M. Van Tieghem en France (4), De Bary en Allemagne (5), nous donnent un excellent résumé de l'étude des Chytridinées.

C'est à ce moment que se placent nos premières recherches sur cette famille (6), elle est nettement séparée des Protozoaires ; un nouveau genre est décrit sous le nom de *Sphaerita* ; le développement d'un grand nombre d'espèces, dont plusieurs sont nouvelles, appartenant à divers genres, est indiqué ; plus récemment, de nouvelles observations viennent s'ajouter aux précédentes (7).

M. Zopf conseille (8) de semer à la surface de l'eau des cultures, des grains de pollen, appartenant de préférence aux Conifères, les parasites trouvent dans ce pollen la nourriture nécessaire à leur germination ; nous avions fait prévoir que tous les *Chytridium* et les *Rhizidium* devaient posséder des filaments nourriciers; ces derniers avaient été découverts chez le *Rhizophydium sub*

(1) A. Borzi. *Nowakowkia,* eine neue Chytridiee (Bot. Central blatt, 1885, t. XXII).

(2) Félix Rosen. Ein Beitrag zur Kenntniss des Chytridiaceen. Breslau, 1886.

(3) P. Magnus. Mycologische Berichte, 1886.

(4) Van Tieghem. Traité de Botanique, p. 1002.

(5) De Bary. Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig, 1884.

(6) Recherches sur les organismes inférieurs (Annales des Sciences naturelles, 7e série, Bot. T. IV).

(7) Les Péridiniens et leurs parasites (Journal de Botanique, 1888). *Voir au bas de la page 2 de notre 1er fascicule.*

(8) W. Zopf. Ueber einige niedere Algenpilze und eine neue Methode ihre keime aus dem Wasser zu isoliren (Abhandl. der Naturforscher-Gesellschaft zu Halle, Bd. XVII, 1887).

angulosum, le *Chytridium heliomorphum*, etc. M. Zopf les signale chez le *Rhizophydium pollinis* A. Br., deux nouvelles espèces sont créées dans ce genre, *R. Sphaerotheca*, *R. Cyclotellæ;* ce mémoire contient encore la description du *Rhizophyton Sciadii* Zopf et *Lagenidium pygmaeum* Zopf.

Enfin, tout récemment, M. Giard crée (1) le genre *Nephromyces* pour des parasites qui habitent le rein des Molgulidées ; cette communication est d'autant plus intéressante que peu de Chytridinées ou d'Ancylistées ont été jusqu'ici étudiées dans les organes des organismes animaux ; les Chytridinées doivent cependant s'y rencontrer en grand nombre et, comme ce sont des parasites redoutables, on voit comment leur étude peut acquérir d'un jour à l'autre une importance considérable.

M. Giard pense que les *Nephromyces* sont utiles aux Tuniciers en les débarrassant des produits excrétés qui, sans eux, obstrueraient rapidement le rein dépourvu de tout canal évacuateur ; nous croyons que l'action des Chytridinées est exclusivement destructive.

Cette énumération des travaux publiés sur cette famille renferme certainement plus d'une omission ; aussi accueillerons-nous avec reconnaissance les notes ou mémoires que l'on voudra bien nous faire parvenir, afin de pouvoir en tenir compte dans la monographie que nous préparons.

II

DESCRIPTION DES ESPÈCES

La division qui sera adoptée dans ce mémoire est applicable à la famille tout entière : on peut, en effet, distinguer dans les Chytridinées deux grands groupes : l'un comprenant tous les genres dépourvus de mycélium ; ces genres sont par suite néces-

(1) A. Giard. Sur les *Nephromyces*, genre nouveau de champignons parasites du rein des Molgulidées (Comptes rendus de l'Académie des Sciences, 17 avril 1888).

sairement parasites à l'intérieur des cellules de l'hôte ; ce premier groupe se divise lui-même en deux sections, selon que le sporange est simple ou composé ; le second groupe renferme tous les genres qui possèdent des filaments nourriciers, fussent-ils rudimentaires ; les sporanges ainsi que le mycélium peuvent alors affecter diverses dispositions par rapport à l'hôte ; quelquefois le sporange seul est extérieur ; parfois il n'y a que les extrémités du mycélium qui pénètrent dans la cellule hospitalière ; enfin, il peut arriver que l'espèce soit complètement endogène. Il n'y a rien là qui puisse servir à distinguer les divers genres, la même espèce présentant à ce point de vue des variations considérables.

Premier groupe. — *Il n'existe pas de mycélium*

1° LE SPORANGE EST SIMPLE

Sphaerita endogena Dang.

(Pl. II, fig. 11-19 ; Pl. III, fig. 1-9)

Nous avons créé ce genre (1) pour une espèce qui vit à l'intérieur des Rhizopodes (*Nuclearia*, *Heterophrys*) et qui se rencontre aussi très fréquemment à l'intérieur des algues appartenant aux familles des *Euglenæ* et des *Cryptomonadinæ ;* sa présence dans ce dernier habitat avait même donné lieu à une théorie de la reproduction des Flagellés par division du noyau en corps reproducteurs.

Ce parasite est particulièrement facile à étudier sur l'*Euglena sanguinea;* aussi avons-nous profité de cette circonstance pour compléter l'étude du développement de ce genre. Il est nécessaire, pour entreprendre ce travail, de pouvoir se procurer facilement l'*Euglena* en question ; aux environs de Caen, la localité de May est la plus favorable ; pendant toute l'année, les excavations des carrières de grès renferment cette espèce en abondance ; il

(1) Recherches sur les organismes inférieurs, *loc. cit.*

n'y a donc qu'à faire de nombreuses récoltes et à surveiller les cultures attentivement ; le parasite ne se montre pas habituellement au début : il est bien rare de pouvoir constater sa présence en examinant la première fois ses récoltes; lors qu'il apparaît, les cultures ne tardent pas à perdre leur couleur verte ; elles prennent une teinte jaunâtre due à l'altération de la chlorophylle. Dans le cas où aucune modification ne se produit, il est utile de recueillir diverses espèces d'Euglènes et d'algues, afin d'augmenter les chances d'inoculation de la maladie ; le résultat une fois obtenu, il sera possible de conserver le parasite aussi longtemps que les besoins de l'étude l'exigeront.

La production des sporanges, leur développement, ont été suivis précédemment avec assez de détails pour qu'il soit inutile d'y revenir ; il ne sera donc question ici que des kystes ; ce n'est pas sans quelque difficulté que l'on peut à l'état jeune les distinguer des sporanges ; ils forment de petits corpuscules hyalins, mais, tandis que les sporanges conservent assez longtemps un protoplasma vacuolaire, les kystes, au contraire, dès le début, ont un protoplasma dense et homogène. L'emploi des réactifs colorants permet de voir comment ces kystes, encore très jeunes, vont se comporter à l'égard de la cellule nourricière ; ils se placent tout près du noyau de l'*Euglena sanguinea* (fig. 2, pl. III); ce noyau est très gros et possède un gros nucléole: le voisinage du parasite n'apporte tout d'abord aucune modification appréciable dans sa constitution ; peu à peu, cependant, le kyste se place au centre et rejette le noyau sur le côté ; celui-ci s'allonge et devient de plus en plus pauvre en protoplasma (fig. 1, pl. III) ; il passe à l'état de squelette informe, lorsqu'il existe plusieurs parasites dans la même cellule ; le protoplasma lui aussi se trouve peu à peu digéré, laissant des résidus de couleur rougeâtre; les grains de paramylon seuls résistent et paraissent même avoir peu à souffrir de l'action dissolvante des kystes ; ces derniers montrent un contour fort net ; ils sont ovales ou sphériques, se colorent fort peu sous l'action des réactifs colorants et se distinguent par là du noyau de l'Euglène ; on arrive cependant à

voir au centre de ces kystes un corpuscule très petit mais très net (fig. 1, s, pl. III). Il est donc bien établi que ces kystes, comme les sporanges, ne possèdent jusqu'à la formation des zoospores qu'un seul noyau.

Les kystes atteignent en quelques jours leurs dimensions normales ; on voit au centre une vacuole bien délimitée ; elle existe de très bonne heure (fig. 11, 12, 13, pl. II) ; c'est là que se trouve placé le noyau. Ils se comportent alors de deux manières différentes : les uns conservent leur membrane lisse, tout en l'épaississant fortement ; les autres présentent une surface garnie de nombreuses petites épines (fig. 16, 18, 19, pl. II) ; il semble que ces épines s'organisent au dépens d'une zone protoplasmique superficielle dont on retrouve les traces ; on ne peut établir aucune distinction entre les spores lisses et les spores épineuses ; plusieurs genres de Chytridinées présentent cette même particularité : les *Olpidiopsis* (Fischer), les *Polyphagus* (Nowakowski) ; mais, dans ce dernier genre, le développement des deux sortes de spores est quelque peu différent. Ainsi, pour la production d'une spore lisse, le protoplasma femelle est tout entier sorti de sa cellule avant d'entrer en contact avec le rameau femelle ; au contraire, pour la production d'une spore muriquée, on voit d'abord un des suçoirs, provenant de l'individu mâle, s'accoler à l'individu femelle ; c'est à la suite du contact qu'une excroissance convexe, munie d'épines, se montre sur ce dernier ; les deux protoplasmas s'y mélangent.

A maturité, les kystes du *Sphaerita endogena* possèdent à l'une de leurs extrémités une papille ; c'est par là qu'aura lieu la sortie des zoospores à la germination, mais cette germination n'a pas lieu immédiatement ; les Euglènes se désorganisent (fig. 17, pl. II) et les kystes se trouvent en liberté dans les cultures ; donc, si l'on n'est pas prévenu, il sera complètement impossible de connaître la nature de ces corps et leur rôle. Nous avons un très vague souvenir d'avoir vu, vers 1884, la description d'un nouveau genre ayant à peu près les caractères offerts par ces kystes ; malgré toute notre bonne volonté, nous n'avons pu retrouver ce

travail ; notre but, en signalant le fait, est de mettre en garde les observateurs dans ce cas très difficile.

Les kystes germent après un temps plus ou moins long ; il faut pour en être témoin des conditions exceptionnellement favorables. Comment se comporte l'unique noyau primitif ? il n'est pas douteux qu'il subisse une segmentation correspondante au nombre des zoospores ; on voit en effet à ce moment le protoplasma présenter une quantité de petits points sombres ; mais les réactifs ne nous ont donné sur leur nature aucun renseignement. Bientôt on voit le plasma se diviser simultanément en nombreuses zoospores ; leur mouvement devient très vif à l'intérieur de la cellule et dure parfois une journée tout entière ; à un moment donné, elles parviennent à forcer l'ouverture de la papille (fig. 19, pl. II) et sortent à l'extérieur ; leur marche est si rapide et si brusque que l'on ne peut apercevoir aucun organe locomoteur ; lorsqu'elles s'arrêtent un instant, elles ne paraissent avoir qu'un seul cil traîné à l'arrière. C'est ainsi qu'ont été décrites les zoospores fournies par les sporanges ; nous en figurons encore quelques-unes de cette façon (fig. 19, pl. II).

Cependant quelques explications sont nécessaires ; ayant à ma disposition des milliers de zoospores, je me suis attaché à dessiner toutes celles qui, après une longue période d'activité, avaient ralenti leur mouvement ; outre le cil postérieur, j'ai vu fréquemment un second cil très court, flexueux, dirigé en avant (fig. 8, pl. III). Il ne faut pas oublier que l'on est loin d'être d'accord sur le nombre des cils que possèdent les zoospores dans plusieurs genres. Le cil est unique chez les *Synchytrium* (De Bary), les *Olpidium*, *Olpidiopsis* (Max. Cornu, Woronin) ; ces savants ont cependant rencontré des zoospores à deux cils, mais ils les considèrent comme exceptionnelles ; il y aurait normalement deux cils, d'après M. Fischer, chez les *Olpidiopsis*, *Rozella*, *Woronina*. Cette question n'a qu'une importance secondaire ; il était cependant utile de se faire une opinion dans le cas présent.

Les zoospores du *Sphaerita* sont parfois soudées les unes aux autres simulant une conjugaison de gamètes ; cette conjugaison

ne paraît pas se produire, les individus finissant toujours par se séparer ; elles vont se fixer sur les parois des Euglènes encore vivantes, pénètrent à l'intérieur et reproduisent des sporanges ; un grand nombre d'entre elles n'arrivent point à destination et périssent faute d'un milieu favorable.

Le *Sphaerita endogena* se rencontre chez un grand nombre d'organismes inférieurs ; chez le *Phacus alata* Klebs, il occupe le milieu de la cellule et reste placé entre les deux corpuscules de paramylon qui, on le sait, sont très volumineux dans cette espèce ; chez les individus attaqués, la chlorophylle disparaît entièrement ; les sporanges seuls du parasite ont été rencontrés chez cette espèce, ainsi que chez le *Phacus pyrum*.

Dans les *Trachelomonas* au contraire, ce sont les kystes que nous avons observés ; leurs dimensions sont naturellement très réduites ; on les reconnaît à la vacuole centrale qui est bien caractéristique.

En résumé, cette Chytridinée est maintenant connue dans tout son développement ; des preuves fournies par l'histologie sont venues confirmer d'une manière irréfutable le parasitisme du *Sphaerita endogena*, parasitisme rendu déjà évident par la présence de sporanges et de kystes.

Le genre *Sphaerita* est voisin du genre *Olpidium* ; il s'en distingue par le mode d'émission des zoospores ; jamais on ne voit les sporanges ou les kystes allonger leur papille en un col ; les zoospores sont également beaucoup plus petites ; leur formation n'est point précédée de cet aspect écumeux que l'on remarque chez les *Olpidium* ; ce parasite affecte les caractères d'une formation propre à la cellule nourricière ; l'absence de tout mycélium et de tout prolongement tubuleux permet de penser qu'il doit être placé à la base de la famille des Chytridinées ; il est de tous les autres genres connus dans cette famille celui qui présente la structure la moins complexe ; à cet égard, il semble établir la transition avec les *Monadinæ*, dont il ne diffère que par le mode de nutrition ; nous ne croyons pas que la simplicité de structure puisse être dans ce cas attribuée au parasitisme ;

cette organisation est plutôt due à une parenté assez étroite avec les protozaires inférieurs dont le parasitisme est une condition impérieuse d'existence ; d'ailleurs, parmi les Chytridinées, on rencontre des espèces endogènes — placées par conséquent dans les mêmes conditions de milieu que le *Sphaerita* — qui possèdent un mycélium bien développé (*Chytridium heliomorphum*).

Le cas de parasitisme que nous allons maintenant signaler, est certainement l'un des plus intéressants que l'on connaisse.

Olpidium Sphæritæ sp. nov.

(Pl. III, fig. 3-7)

Cet *Olpidium* a un habitat bien singulier : jusqu'ici, les espèces de ce genre ont été rencontrées sur les algues, les Saprolégniées, les kystes d'Infusoires, etc. ; on ne connaissait aucun exemple d'une Chytridinée parasite d'un genre de la même famille ; aussi ai-je été très surpris de rencontrer cette espèce à l'intérieur des kystes du *Sphaerita endogena*. La germination de ces kystes était obtenue à ce moment ; sans cela, il est bien probable que j'aurais décrit le développement du parasite comme leur mode de germination normal. Les sporanges de l'*Olpidium Sphaeritæ* se rencontrent fréquemment au nombre de cinq ou six dans la même cellule, se comprimant les uns les autres (fig. 5, pl. III) ; le protoplasma présente au moment de la fructification un aspect écumeux (fig. 6, pl. III) ; le cou du sporange atteint une assez grande longueur ; il perce la paroi de la cellule nourricière en un point quelconque ; la sortie des zoospores se fait comme dans les autres espèces (fig. 7, pl. III) ; ces zoospores possèdent deux cils, l'un en avant, l'autre en arrière ; leur grosseur ne permet pas de les confondre avec celles du *Sphaerita*, lors même qu'elles se trouveraient ensemble dans les cultures ; les sporanges existent dans les kystes à paroi épineuse, aussi bien que dans les kystes à membrane lisse.

En désignant cette espèce sous le nom d'*Olpidium Sphaeritæ*, nous voulons seulement attirer l'attention sur ce cas de parasi-

tisme. La nature particulière de l'habitat porte à considérer cette espèce comme étant nouvelle ; cependant, il faut avouer qu'elle n'a aucun caractère différentiel dans sa forme et dans son développement ; cette observation s'applique à la généralité des espèces de ce genre, y compris les *Olpidiopsis*. A défaut de différences dans la forme du corps, il serait nécessaire d'entreprendre de nombreuses cultures, comme nous l'avons fait pour le *Rhizidium Schenkii*, pour distinguer les espèces les unes des autres ou les réunir sous une même appellation ; mais ce sont des expériences très longues qu'il nous est impossible d'entreprendre pour l'instant.

Il n'y a d'ailleurs aucun inconvénient à rappeler, comme dans le cas qui nous occupe, un point d'intérêt spécial par une désignation spécifique appropriée.

Dans le groupe qui va maintenant nous occuper, la structure ne conserve plus sa simplicité : la cellule du parasite ne possède point encore de mycélium ; elle est toujours à l'intérieur de la cellule nourricière, mais ne constitue plus directement le sporange ; elle produit plusieurs cellules dans lesquelles s'organisent les zoospores ; on peut dire dans ce cas que le sporange est composé (1).

2° LE SPORANGE EST COMPOSÉ

Micromyces Zygogonii sp. nov.

Je remarquai pour la première fois, il y a trois ans, à l'intérieur de quelques cellules de Conjuguées, des formations dont il me fut impossible alors de saisir la signification ; je les retrouvai depuis cette époque à plusieurs reprises aux environs de Caen, à Mézidon, à Moult-Argences, à Mutrécy ; mais je ne pouvais parvenir, malgré de nombreuses cultures, à les classer même approxi-

(1) Quelques-unes des observations suivantes ont été l'objet de communications préliminaires : Notes mycologiques (session cryptogamique des Sociétés Botanique et Mycologique. Paris, 1888.) Sur un nouveau genre de Chytridinées parasite des algues. (Comptes rendus Acad. sc. 1888).

mativement ; j'avais fini par acquérir la certitude que j'avais affaire à un parasite à développement particulier; mais était-ce une *Monadinæ*, ou bien était-ce un champignon inférieur ?

Il m'a été possible, cette année, d'étudier à nouveau ces productions parasitaires ; elles appartiennent à une Chytridinée qui s'éloigne assez sensiblement des genres que nous connaissons.

Les Conjuguées, qui nourrissent ce parasite à l'intérieur de leurs cellules, vivent sur la terre humide ou dans des eaux peu profondes ; elles appartiennent au genre *Zygogonium*. On sait que ce genre est très voisin des *Zygnema* ; il est même souvent difficile de distinguer entre eux les filaments non fructifiés de ces deux genres ; cependant, je n'ai jamais rencontré jusqu'ici le *Micromyces* sur un *Zygnema* : et il serait curieux de voir comment le parasite se comporte à l'égard du *Zygnema pectinatum* Ag. qui est placé par plusieurs algologues dans les *Zygogonium*.

Le même filament d'algue a souvent plusieurs de ses cellules attaquées (fig. 1 pl. II) ; la cellule normale renferme un noyau central, deux corpuscules amylifères ; la chlorophylle imprégne assez uniformément le protoplasma : il y a en outre un grand nombre de petits globules oléagineux. La présence du parasite détermine un renflement de la paroi cellulaire ; c'est dans ce renflement que s'amassent les deux chromatophores en une masse mamelonnée et irrégulière (fig. 2, pl. II) ; le parasite se loge au-dessous au contact (fig. 2, p); au début, c'est une simple petite sphère à surface lisse ; à mesure qu'elle grossit, la masse chlorophyllienne diminue et le renflement de la membrane de la cellule hospitalière s'accentue ; la sphère montre alors une partie centrale plus foncée, granuleuse, et une zone superficielle plus ou moins ridée (fig. 2, pl. II, p) ; un peu plus tard, une paroi de cellulose limite la zone interne ; elle est hérissée de petites épines qui paraissent s'être formées aux dépens de la zone superficielle signalée tout à l'heure (fig. 2, pl. II, c).

On peut constater à l'aide de l'hématoxyline que ces cellules possèdent un noyau central très petit ; il est placé dans une sorte de vacuole, et tout autour le protoplasma est très dense et finement granuleux.

On peut immédiatement, à une simple inspection sous le microscope, reconnaître si les cultures sont attaquées ; contrairement à ce qui a lieu pour les autres espèces, c'est dans la nature que l'épidémie sévit avec le plus d'intensité ; sa marche se ralentit dans les cultures ordinaires, et c'est à ce fait que l'on doit attribuer les difficultés que présente l'étude de ce parasite ; il est facile, en effet, d'observer les diverses phases que nous venons de voir ; les filaments de l'algue sont déformés ; ils offrent des protubérances caractéristiques ; leur couleur est jaunâtre ; les cellules deviennent presque incolores lorsque la digestion du parasite est terminée ; cette digestion a toujours lieu superficiellement et jamais aucune parcelle solide ne pénètre dans le corps du *Micromyces*. Mais la phase de reproduction ne peut être observée que très rarement.

Le protoplasma tout entier sort de la cellule épineuse (fig. 2, pl. II, c), et, au contact de l'enveloppe vide, forme un sporange composé ; à cet effet, il s'entoure d'une membrane et se cloisonne en formant quatre sporanges le plus ordinairement (fig. 5, pl. II, a). Ces sporanges peuvent s'écarter les uns des autres à la partie supérieure ; dans chacun de ces sporanges s'organise une centaine de zoospores (fig. 4, pl. II) ; elles peuvent rester longtemps sous la membrane, s'entremêlant dans un mouvement violent ; elles finissent par sortir à la partie supérieure du sporange sans qu'aucune papille ou pore soit visible à cet endroit. Ces zoospores sont très petites ; leur grosseur est de 1 μ à peine ; on les voit s'agiter dans la cellule nourricière et finir par gagner l'extérieur (fig. 4 et 5, pl. II) ; leur mouvement est très violent et empêche l'observation des organes locomoteurs. J'ai cependant réussi à noter la présence d'un très long cil et je pense qu'il n'en existe pas un second : il reste parfois dans ces sporanges ou dans la cellule nourricière quelques zoospores qui ne réussissent pas à sortir ; on doit profiter de cette occasion pour essayer d'apercevoir le cil, ainsi que le petit globule réfringent du protoplasma, analogue à celui des *Chytridium*.

Comme toutes les espèces qui habitent des endroits sujets à

des alternatives de sécheresse et d'humidité, le *Micromyces* s'enkyste fréquemment ; les cellules épineuses, au lieu de produire immédiatement leurs sporanges, épaississent leur membrane (fig. 7 et 9, pl. II) ; l'ensemble prend une couleur brun rougeâtre très prononcée. Je n'ai point réussi à observer leur germination.

Il est bon de remarquer que les kystes comme les sporanges, quoique le plus souvent à surface épineuse, peuvent aussi posséder une membrane presque lisse ; nous ne nous expliquons guère le cas représenté fig. 3, pl. II ; on y voit une cellule à paroi lisse, qui s'est vidée en formant sept ou huit petites sphères de protoplasma ; il est probable que ces sphères sont autant de sporanges. La même cellule peut renfermer plusieurs parasites (fig. 6, pl. II.)

On peut résumer le développement du genre *Micromyces* de la manière suivante :

Micromyces Gen. nov.

Sphères de protoplasma parasites à l'intérieur des cellules d'algues ; la membrane présente des épines ou des protubérances ; ces cellules se vident à maturité et leur protoplasma produit un sporange composé au contact de l'enveloppe ; le sporange composé est divisé le plus souvent en quatre cellules qui donnent chacune une centaine de zoospores ; ces zoospores sont à un cil, leur grosseur est de 1 μ environ.

Les cellules épineuses, au lieu de produire immédiatement les sporanges, peuvent épaissir leurs membranes et passer à l'état de kystes.

La nutrition est nettement végétale dans ce genre.

Une seule espèce connue : le *Micromyces Zygogonii* sp. nov., qui vit en parasite dans les cellules de *Zygogonium*.

La place de ce genre dans la famille des Chytridinées ne saurait être douteuse ; il doit même être rapproché des genres qui possèdent un sporange composé ; mais il présente avec ces derniers des différences qu'il est bon de faire ressortir. Tandis

que dans les *Synchytrium* et les *Woronina*, le sporange composé se forme dans la cellule primitive sous la membrane commune, dans les *Micromyces*, il est extérieur à cette cellule, les zoospores sont beaucoup plus petites dans ce dernier genre ; leur aspect est différent ; au lieu d'être ovales ou elliptiques avec l'aspect d'une zoospore de Saprolégniée, elles sont au contraire sphériques, à protoplasma très réfringent. Je n'insiste pas sur la différence dans le nombre des cils qui peut encore laisser prise à quelque doute. Mais, tous ces genres ont un caractère commun ; qu'ils vivent dans les tissus des plantes terrestres comme les *Synchytrium*, dans les champignons, comme les *Woronina*, ou bien à l'intérieur des algues comme les *Micromyces*, ils occasionnent toujours aux cellules nourricières des déformations remarquables.

Nous allons maintenant passer à l'étude des espèces qui possèdent un *mycélium*, à l'aide duquel elles se nourrissent ; on comprend facilement que les sporanges ne seront point nécessairement endogènes comme précédemment ; dans la généralité des cas, ils restent extérieurs à l'hôte.

Deuxième groupe. — *Le sporange possède des filaments nourriciers*

Genre **Chytridium** A. Br.

Il n'est pas nécessaire, actuellement, de démembrer le genre *Chytridium* en genres d'égale valeur ; on ne peut trouver en effet, entre toutes ces espèces, que des différences de faible importance ; j'ai préféré adopter des sections caractérisées par des particularités assez constantes. J'ai établi ces sections de la manière suivante (1) :

Première section. — Le sporange possède plusieurs filaments nourriciers partant de points différents de la surface.

Deuxième section. — Le sporange ne possède qu'un filament nourricier qui part de sa base.

Troisième section. — Plusieurs ouvertures au sporange, filament nourricier simple ou ramifié.

(1). Les Péridiniens et leurs parasites (Journal de Botanique, 1888).

Les espèces nouvelles que nous avons à décrire appartiennent à la seconde et à la troisième section ; dans les deux premières, le sporange ne possède qu'une ouverture pour la sortie des zoospores.

Deuxième section. — Le sporange ne possède qu'un filament nourricier qui part de sa base.

1° **Chytridium Brauni** sp. nov.

(Pl. III, fig. 11)

Cette espèce vit sur l'*Apiocystis Brauniana ;* cette algue se trouve en abondance dans le bassin du jardin botanique de Caen ; elle forme des colonies composées d'un nombre plus ou moins grand de cellules vertes, entourées d'une enveloppe commune très épaisse. La présence de cette enveloppe devrait, il semble, protéger l'algue contre les parasites ; il n'en est rien cependant ; on doit reconnaître toutefois qu'elle est rarement attaquée et que la présence d'un *Chytridium* ne produit jamais une véritable épidémie, comme cela arrive pour d'autres espèces. Les sporanges du *Chytridium Brauni* sont ovales, leur longueur varie entre 6 à 10 μ ; leur largeur entre 4 à 6 μ ; ils sont fixés sur la membrane commune de la colonie et de leur base part un mince filament radiculaire qui pénètre à l'intérieur et s'assimile le contenu des cellules.

Les sporanges forment chacun, à maturité, de quinze à vingt-cinq zoospores ; celles-ci s'échappent par une papille au sommet du sporange ; elles sont sphériques, possèdent un noyau réfringent et un long cil comme dans les autres espèces ; leur grosseur est de 2 μ environ. Après une phase d'activité assez variable, elles se fixent sur les colonies de l'*Apiocystis Brauniana* et ne tardent pas à germer ; on les voit émettre un mince filament qui s'allonge, pénètre à l'intérieur des colonies et va se nourrir du contenu des cellules ; ces dernières perdent leur couleur verte et montrent des résidus rougeâtres : on les reconnaît facilement au

milieu des autres cellules de la colonie. Je n'ai pu voir si le filament nourricier du parasite se ramifiait à l'intérieur de la cellule ou s'il restait simple.

2° **Chytridium zoophthorum** sp. nov.

(Pl. III, fig. 10 et 21)

Ce *Chytridium* ressemble beaucoup à l'espèce précédente, il s'en distingue cependant très facilement à son système radiculaire bien développé et fortement ramifié ; il attaque les Rotifères. La difficulté de se procurer des matériaux au moment voulu rend les cultures directes presque impossibles ; c'est seulement d'observations nombreuses faites au hasard des rencontres que j'ai pu obtenir son développement. Les zoospores sont ovales (3 μ) ; leur protoplasma est assez dense et quelque peu granuleux ; le noyau paraît alors moins réfringent que dans les autres espèces ; la longueur du cil est environ dix fois celle du corps.

Je n'ai jamais réussi à voir les zoospores se fixer sur des Rotifères vivants, deux cas se sont présentés; la carapace du Rotifère ne renfermait plus que quelques restes de protoplasma, les zoospores se fixaient alors du côté de l'ouverture buccale, germaient à la façon ordinaire, produisant un long filament qui se ramifiait dans tout l'intérieur de la carapace (fig. 10, pl. III) ; parfois même, dans ce cas, j'ai vu une ou deux zoospores germer en n'importe quel point de la surface ; si la carapace du Rotifère renfermait un œuf, la germination des zoospores ne se localisait pas ; de tous les points de la surface de la carapace, on pouvait voir converger vers le protoplasma de l'œuf les filaments radiculaires des zoospores restées à l'extérieur (fig. 21, pl. III).

Les sporanges, à maturité, avec leur papille terminale, qui proémine plus ou moins, n'ont guère que 20 à 25 μ en longueur, sur 15 à 17 μ en largeur.

Je n'ai pas cru devoir identifier cette espèce avec le *Chytridium gregarium* Now. qui a le même habitat ; ce dernier a des dimensions plus grandes, 30 à 70 μ ; mais ce n'est pas là ce qui m'a

arrêté ; dans le *Chytridium gregarium,* on n'a pas signalé de système nourricier et par suite la réunion des deux espèces était impossible.

3° **Chytridium Brébissonii** sp. nov.

(Pl. III, fig. 17)

Je dédie cette espèce à de Brébisson pour plusieurs raisons : ce savant s'est occupé avec un grand succès de l'étude des algues ; il a recueilli ses espèces et ses types dans le pays où j'ai fait mes premières excursions ; le genre *Coleochaete,* sur lequel vit ce nouveau *Chytridium,* est une de ses nombreuses créations.

Le *Coleochaete scutata* Bréb. tapisse fréquemment les parois des vases où l'on cultive les algues ; il forme de petits cercles verts que l'on aperçoit à l'œil nu ; quoique j'aie bien souvent eu l'occasion d'étudier cette algue, je n'ai rencontré le *Chrytridium Brebissonii* que dans une seule culture ; ce parasite se fixe sur les cellules qui occupent la circonférence, perpendiculairement à leur paroi externe ; les sporanges étaient en nombre considérable ; ils se distinguent de ceux des autres espèces par des sortes de lanières fixées à la partie supérieure ; ces lanières sont au nombre de 4 à 8 ; elles forment une couronne (fig. 17, pl. III). Chaque sporange fournit plus d'une centaine de zoospores ; elles sortent en masse au milieu des lanières et ne se dégagent du mucus qu'assez lentement ; leur grosseur est de 2 μ 7 ; elles ont un noyau réfringent et un long cil.

Ces zoospores se fixent sur les cellules du *Coleochaete scutata* et germent ; un prolongement mycélien assez gros perfore la paroi et digère le protoplasma ; les sporanges montrent de très bonne heure les mamelons qui constitueront plus tard les lanières (fig. 17, pl. III). Le protoplasma se condense peu à peu, devient homogène, puis montre un grand nombre de petits points sombres ; finalement, il se divise en nouvelles zoospores. On peut suivre le prolongement radiculaire jusque vers le milieu de la cellule ; il est simple dans ce trajet et de diamètre

uniforme; nous ignorons s'il se ramifie et même s'il pénètre dans les cellules plus profondes de l'algue.

Si l'on arrivait à rencontrer plusieurs espèces dont les sporanges présenteraient des lanières semblables, il faudrait constituer un groupe des *Dentigera* analogue à celui que nous allons rencontrer plus loin dans l'étude du genre *Rhizidium*.

4° **Chytridium simplex** sp. nov.

(Pl. III, fig. 18-20)

Ce Chytridium vit sur les *Cryptomonas;* il s'est développé en mai 1888 sur les parois d'un vase renfermant des algues provenant des fossés de Louvigny; aucun auteur ne paraît l'avoir rencontré; il n'attaque pas les zoospores de *Cryptomonas*, mais les kystes; ces derniers ressemblent à une cellule ordinaire de *Pleurococcus* ou de *Palmella* (1); les zoospores du *Chytridium*, très petites (1 μ 5), s'arrêtent le plus souvent à la surface de la zone gélatineuse qui entoure ces cellules à une certaine distance (fig. 19, pl. III); elles germent bientôt en émettant un mince filament non ramifié qui pénètre à travers la paroi de cellulose et va digérer le protoplasma de l'hôte; les altérations provenant de cette digestion ne tardent pas à être sensibles; la couleur olive de la cellule disparaît, des granulations rougeâtres se montrent, la membrane de cellulose s'affaisse et s'élargit; le corps de la zoospore, resté à l'extérieur, va constituer le sporange; au début de la germination, il renferme seulement un protoplasma clair avec un ou deux globules oléagineux; plus tard, l'ensemble devient dense et homogène et la formation des corps reproducteurs se fait très rapidement. A ce moment, les sporanges ont une longueur de 10 à 15 μ sur 7 μ de largeur; ils se prolongent au sommet en un col plus ou moins allongé; c'est là que se fait la sortie des zoospores au nombre de 30 à 40 environ (fig. 20, pl. III).

Il peut arriver que le sporange soit fixé directement sur la cellule du *Cryptomonas* (fig. 18, pl. III), ou bien qu'il en reste à

(1) Voir: 1er Fascicule (Recherches sur les *Cryptomonadinæ* et les *Euglenæ*.)

une certaine distance ; ce dernier cas se produit, lorsque les zoospores germant dans l'eau, finissent par atteindre les cellules nourricières. Il semble que les colonies palmelloïdes soient, comme les individus libres, à l'abri des attaques du parasite ; cependant le fait n'est pas certain.

5° **Chytridium Elodeæ** sp. nov.

(Pl. III, fig. 25)

Je désigne sous ce nom une espèce qui se trouvait sur les cellules corticales de l'*Elodea Canadensis :* les sporanges étaient presque sphériques, de dimensions variables ; quelques-uns atteignaient une grosseur de 30 μ ; ils étaient assez nombreux et cependant le mycélium était si peu développé qu'il était impossible de le distinguer nettement ; aussi, je ne signale cette espèce qu'en vue d'attirer l'attention sur elle ; de nouvelles études pourront même conduire peut-être à la placer dans un autre genre. Les zoospores sortent en un point du sporange, formant une grosse masse ; elles ne se dégagent du mucus que lentement et toutes ensemble ; elles sont remarquables par leur grosseur (3 μ) ; leur forme est sphérique. On pourrait croire que cette espèce appartient au genre *Cladochytrium* qui habite sur les plantes submergées ; je ne m'expliquerais pas, dans ce cas, l'impossibilité d'apercevoir les traces des filaments nourriciers.

Troisième section. — *Plusieurs ouvertures au sporange, filament nourricier simple ou ramifié*

Cette section forme pour plusieurs auteurs le genre *Rhizophydium* Schenk ; elle renferme plusieurs espèces dont la plus intéressante est le *Chytridium globosum* A. Br.

6° **Chytridium globosum** A. Br.

(Pl. III, fig. 12-15)

Cette espèce est très commune ; elle se rencontre sur l'*Ædogonium fonticola* A. Br., l'*Æd. rivulare,* le *Melosira varians*, *Eunotia*

amphyoxys (Braun), sur les Clostéries, le *Navicula viridis* (Cohn).

Je l'ai signalée dans les cultures de *Chlamydomonas;* elle avait des dimensions très faibles ; les sporanges mesuraient 8 à 12 μ ; les zoospores très nombreuses, 1 μ (fig. 13, pl. III). Ces zoospores, au début de leur germination, n'entravaient nullement la marche de l'algue ; ce n'est que plus tard, alors que le sporange avait épuisé au moyen de son système radiculaire le protoplasma de l'algue, que le *Chlamydomonas* s'arrêtait. Le sporange arrivait alors rapidement à maturité et émettait au dehors ses zoospores par les quatre ou cinq ouvertures taillées à l'emporte-pièce, caractéristique de ce *Chytridium*. Ce parasite attaque également les *Phacotus* Perty, les *Corbierea* Dang (1) ; tantôt il se fixe de préférence sur les œufs, tantôt sur les cellules végétatives ; et toujours les ravages qu'il occasionne sont considérables ; on sait qu'il n'épargne pas les Péridiniens, dont il est un des ennemis les plus redoutables (2).

Nous avons cru devoir également rapporter à cette espèce un *Chytridium* qui a un habitat singulier. On sait que les Vampyrelles sont des Rhizopodes qui se nourrissent de diverses algues ; la simplicité de leur structure en fait des êtres dont l'étude a pris une grande importance ; nous avons contribué pour notre part à les mieux faire connaître. Nous avons des cultures au Laboratoire qui sont conservées depuis 1884 : jamais aucun parasite ne s'y était montré ; il paraissait donc probable que les Vampyrelles, si bien organisées pour détruire les algues, étaient elles-mêmes à l'abri de toute attaque. Il n'en est rien : le *Glococystis vesiculosa* nourrit une espèce de Vampyrelle qui paraît nouvelle : elle vit dans la gélatine qui entoure les colonies et forme là ses sporanges et ses kystes ; les sporanges sont petits, de forme elliptique ou ovale (fig. 16, pl. III, b) ; les kystes sont sphériques, les deux membranes d'enveloppe sont très rapprochées l'une de l'autre assez souvent ; les résidus digestifs sont à peine visibles.

(1) Voir au sujet de ce genre : P. A. Dangeard. La sexualité chez quelques algues inférieures (Journal de Botanique, nº 21, 1888).

(2) P. A. Dangeard. Les Péridiniens et leurs parasites (Journal de Botanique, 1888).

Le *Chytridium* fixe ses sporanges sur les kystes et envoie son prolongement radiculaire dans le protoplasma rouge de la Vampyrelle : son développement n'a pas besoin d'être retracé à nouveau ; la sortie des zoospores seule mérite une mention spéciale ; en effet, les Vampyrelles étant plongées dans la masse gélatineuse du *Gloeocystis*, les zoospores ne sortent qu'avec les plus grandes difficultés ; le corps s'allonge d'une manière inusitée ; le noyau oléagineux se trouve à l'avant et le cil, traîné à l'arrière, n'est qu'un prolongement insignifiant du protoplasma (fig. 15, pl. III) ; il faut qu'une énergie considérable soit emmagasinée dans ces petits corps pour leur permettre de franchir l'obstacle, alors que leur cil est sans utilité.

Si l'on voulait considérer cette espèce comme nouvelle, on pourrait lui donner le nom de *Chytridium Vampyrellæ* ; en effet bien qu'elle ne possède aucun caractère différentiel marqué, il est assez étonnant qu'elle ne se soit pas montrée plus souvent sur ce même habitat, alors que dans les mêmes cultures le *Ch. globosum* se trouvait à l'état permanent.

Genre **Rhizidium** A. Br.

Ce genre a été établi par A. Braun pour des Chytridinées à deux cellules ; l'une possède à sa base des radicelles très nombreuses ; l'autre ne prend tout son développement qu'au moment de la reproduction et se sépare de la première par une cloison ; on considère ces différences de forme comme génériques ; en réalité, elles n'ont pas une valeur plus grande que celles qui servent à établir les sections dans le genre *Chytridium;* dans les deux cas, le développement est identique, les zoospores se ressemblent et l'enkystement se fait de la même manière.

Tout récemment, M. Félix Rosen a établi (1) dans le genre *Chytridium* une section *Dentigera* dont les espèces sont caractérisées par des sporanges présentant à leur sommet des sortes de dents ; mais si l'on veut placer dans le genre *Rhizidium* toutes

(1) Félix Rosen, *loc. cit.*

les espèces dont le sporange est muni d'un renflement basilaire, la section *Dentigera* de M. Félix Rosen ne devra pas être conservée dans le genre *Chytridium ;* elle devra faire partie du genre *Rhizidium* qui sera alors composé des espèces suivantes :

1° Rhizidium S. Str.	*R. mycophilum* Braun. *R. intestinum* Schenk. *R. Euglenæ* Dangeard. *R. xylophilum (Ch. xylophilum* Cornu). *R. Schenkii* Dangeard. *R. Lagenaria (Ch. Lagenaria* Schenk).
2° Dentigera.	*R. Zygnematis (Ch. Zygnematis* Rosen). *R. dentatum (Ch. dentatum* Rosen). *R. quadricorne (Ch. quadricorne* De By).

1° **Rhizidium Euglenæ** Dang.

En décrivant les kystes de cette espèce (1), nous disions : « Ils se distinguent facilement, même au début, des sporanges par leur forme sphérique et aussi par leur contenu sombre et grossièrement granuleux, les jeunes sporanges renferment un protoplasma clair. A maturité, la paroi du kyste est épaisse et de couleur brunâtre ; on y distingue de légères proéminences ; le protoplasma intérieur est fortement condensé, sans goutte d'huile distincte ». Voici comment l'on peut compléter cette description : les kystes possèdent à leur base, comme les sporanges, un renflement basilaire qui peut être soit à l'extérieur, soit à l'intérieur de l'Euglène ; ils sont de deux sortes : les uns ont une surface lisse ou légèrement verruqueuse ; les autres présentent une quantité de petites épines (fig. 22, pl. III) ; aucune différence dans le développement ne paraît correspondre à ces deux aspects.

2° **Rhizidium Lagenaria** Schenk

M. Schenk avait placé cette espèce dans les *Chytridium* : la présence d'un renflement basilaire permet de la classer dans les

(1) Recherches sur les organismes inférieurs, *loc. cit.*

Rhizidium; elle est facile à reconnaître à cause de la forme ramassée du sporange qui s'ouvre au moyen d'un couvercle assez large lors de la sortie des zoospores : ces dernières sont expulsées en un groupe compact (fig. 23, pl. III) : les filaments mycéliens peuvent partir de différents points du renflement.

J'ai rencontré ce Rhizidium en exemplaires nombreux sur un *Vaucheria*.

3° **Rhizidium catenatum** sp. nov.

(Pl. III, fig. 24 a. b.)

Le *Nitella tenuissima* donne asile dans ses cellules au *Rhizidium intestinum* Schenk ; cette Nitelle a été visitée par une seconde espèce ; les sporanges ont la forme d'une poire ; ils sont sphériques dans le *Rhizidium intestinum;* il n'existe plus un seul renflement extérieur au sporange ; on peut en observer trois ou quatre, placés très irrégulièrement ; tantôt sur le côté, tantôt à la base du sporange ; le mycélium n'offre rien de particulier. La sortie des zoospores se fait au sommet du sporange ; il y a une simple papille ou un cou très court ; les zoospores ont 3 μ ; elles ont germé dans un cas à l'intérieur même du sporange (fig. 24 b, pl. III).

Il nous paraît utile d'appeler l'attention des observateurs sur une forme de Chytridinée dont le développement n'est pas connu en entier ; Braun en a décrit une espèce sous le nom de *Chytridium apiculatum* vivant sur le *Gloeococcus mucosus ;* j'en ai rencontré une autre beaucoup plus petite sur le *Phacotus viridis* (fig. 26, pl. III) ; ce sont de petites sphères placées entre le protoplasma et la membrane, elles présentent de très bonne heure une petite papille ; s'il existe un mycélium, il serait intéressant d'observer sa structure ; en tout cas, il est difficile de réunir ces espèces dans le genre *Olpidium*, avant de posséder des renseignements plus complets.

III

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

La famille des Chytridinées occupe la base du groupe des Champignons ; les êtres qui la composent se rapprochent des Protozoaires par un grand nombre de caractères ; c'est surtout avec les *Monadinæ zoosporeæ* que la ressemblance est la plus frappante. Lorsqu'on étudie en effet les genres qui, comme les *Micromyces*, les *Sphærita*, etc., vivent à l'intérieur des cellules et ne possèdent aucun filament mycélien, il ne reste plus, pour déterminer leur nature végétale, que l'examen du mode de nutrition : dans les Monadinées comme dans les Chytridinées, il y a formation de sporanges ; ces sporanges donnent naissance à des zoospores qui possèdent un ou deux cils, ont une phase d'activité assez longue, pénètrent à l'intérieur des cellules nourricières, et s'y reproduisent ; dans les deux familles, on observe en outre une production de kystes ou cellules de repos qui, après un temps plus ou moins long, germent en donnant de nouvelles zoospores. Aussi, M. Sorokin a-t-il été conduit (1) à considérer les Monadiens comme une sous-famille des Chytridiacées ; ce rapprochement n'est cependant point justifié ; tandis que dans les Chytridinées, aucune parcelle alimentaire solide ne pénètre dans le protoplasma, que la nutrition a lieu uniquement par une digestion superficielle très active, chez les Monadiens, les aliments sont englobés, digérés dans le protoplasma qui se débarrasse ensuite des résidus avant de former ses zoospores.

Les opinions que l'on peut mettre en avant au sujet des affinités des Chytridinées ont été bien exposées par de Bary (2) : 1° toutes les espèces ont une même origine, en d'autres termes, sont placées sur la même ligne ; dans ce cas, les espèces à mycé-

(1) N. Sorokin. Aperçu systématique des Chytridiacées, *loc. cit.*

(2) De Bary. Morphologie und Biologie der Pilze, p. 182, 183.

lium dériveraient directement des Mucorinées ou des Ancylistées; elles auraient donné naissance, par des dégradations successives, dues au parasitisme aquatique, aux formes non pourvues de rhizoïdes ; 2° ces dernières espèces, Olpidiées, Synchytriées, ne proviendraient point d'autres Champignons ; elles seraient intimement alliées aux algues inférieures, *Characium*, *Chlorochytrium*, etc.

Nous comprenons d'une autre manière les affinités de cette famille ; il ne saurait être question pour nous d'un rapprochement direct avec les algues inférieures ; les algues, ainsi que les champignons, se rattachent aux Monadinées ; le mode de nutrition a été le point de départ de la différenciation végétale ; mais les deux groupes vont en divergeant dès le début et ne s'envoient entre eux aucune anastomose.

Lorsqu'on veut obtenir des espèces déjà décrites, il faut se procurer les plantes ou les animaux sur lesquels elles sont parasites ; ce sont les algues qui nourrissent le plus grand nombre de genres (*Sphaerita*, *Micromyces*, *Chytridium*, *Rhizidium*, *Polyphagus*, etc.) ; les *Synchytrium* se trouvent sur les plantes terrestres, dans les endroits humides, au bord des rivières ou des ruisseaux ; les *Cladochytrium* vivent sur les plantes terrestres submergées ; le rein des Tuniciers donne asile aux *Nephromyces*, tandis que les *Rozella* et les *Woronina* habitent les tubes des Saprolégniées ; par exception, une espèce est parasite d'un genre de la même famille *(Olpidium Sphaeritæ)*. On peut dire d'une manière générale qu'il suffit de cultiver assez longtemps l'hôte, sans précaution spéciale, pour que le parasite finisse par se montrer. Il semble bien établi que tout ce qui amènera un appauvrissement de l'être, contribuera à favoriser le développement du parasite ; cela est si vrai que, lorsqu'une cellule a donné asile à un sporange, d'autres sporanges se fixent bientôt à côté, les cellules voisines pouvant rester intactes. Les cultures artificielles sont un excellent moyen d'amener cet appauvrissement : les membranes de cellulose perdent sans doute dans ce cas quelques-unes de leurs propriétés et offrent une moins grande résis-

tance à la pénétration des zoospores ; c'est du moins l'explication la plus naturelle.

On arrive ainsi à obtenir de véritables épidémies qui dévastent en quelques jours les cultures ; il est donc nécessaire de les surveiller fréquemment ; le rôle de ces êtres est désorganisateur à un très haut degré ; ils se développent dans les conditions ordinaires avec une très grande rapidité, épuisant les cellules dans lesquelles ils habitent, ou bien les digérant à l'aide d'un réseau de filaments nourriciers; leurs moyens de reproduction sont d'ailleurs presque illimités; les zoospores se trouvent mises en liberté par milliers et la progression croît rapidement. On a parfois donné comme caractère de ces zoospores leur inaptitude à germer dans l'eau ; cette observation est loin d'être générale ; toutes celles qui appartiennent à des espèces pourvues de rhizoïdes peuvent donner des germinations ayant trois ou quatre jours; elles s'altèrent ensuite sans fournir de sporanges ; les espèces endogènes sont beaucoup plus délicates, et nous n'avons jamais vu les zoospores se développer dans l'eau.

La germination des kystes ne s'obtient qu'avec les plus grandes difficultés ; pour avoir quelque chance de l'observer, il est nécessaire d'entreprendre simultanément des cultures en grand et des cultures en cellule ; cette résistance des kystes nous montre comment il se fait que le parasite apparaisse dans des cultures restées pures pendant fort longtemps : si l'on se contentait d'observer ses récoltes au retour des excursions, en rejetant tout ce qui paraît intact, les résultats seraient presque nuls ; il est rare de trouver la Chytridinée à première inspection ; il faut conserver les matériaux plusieurs mois ; la germination d'un seul kyste suffira pour infester plusieurs récoltes.

Le rôle général des Chytridinées est de détruire ; nous devons donc examiner deux cas où ces êtres, dérogeant à leurs habitudes, seraient utiles à l'hôte ; disons dès maintenant que ces relations symbiotiques ne nous paraissent pas suffisamment prouvées.

Le premier a été signalé par M. Giard (1) qui émet l'opinion que

(1) A. Giard. Sur les *Nephromyces*, *loc. cit.*

les *Nephromyces* sont utiles aux Tuniciers qu'ils infestent en les débarrassant des produits excrétés qui, sans eux, obstrueraient rapidement le rein dépourvu de tout canal évacuateur. M. Vuillemin a décrit sous le nom de *Cladochytrium tuberculorum* une nouvelle espèce qu'il a rencontrée dans les tubercules radicaux des légumineuses; il a conclu de ses intéressantes recherches (2) que les filaments mycéliens qui habitent ces tubercules appartiennent à ce champignon, et qu'ils sont la cause des excroissances ; il résume l'histoire de ces tubercules et de leurs habitants en les qualifiant de mycorhizes endotropiques ou *endomycorhizes*. Nous nous permettrons de faire quelques observations inspirées par nos études sur la famille : Nous ne contestons pas que les filaments mycéliens que l'on rencontre dans les tubercules radicaux des légumineuses ne soient la cause qui a produit ces excroissances ; mais est-il aussi certain que ces filaments appartiennent aux *Cladochytrium* ? N'oublions pas que M. Vuillemin n'a jusqu'ici obtenu les sporanges que sur des tubercules dont le parenchyme interne était détruit ; le champignon était là dans son rôle et nous croyons qu'il n'en a pas d'autre.

Cette famille des Chytridinées pourrait bien attirer sur elle l'attention au même titre que les *microbes* ; il est bien probable qu'elle a en effet des représentants parasites des animaux supérieurs : dans quels organes habitent-ils, sous quelles formes, de quel nom désigne-t-on les maladies qu'ils peuvent occasionner? Il est impossible en ce moment de le préciser ; ces sporanges sans rhizoides, ou ces fins réseaux mycéliens ne peuvent être reconnus que par ceux qui ont étudié la famille d'une manière spéciale et sont familiarisés avec les aspects variés qu'elle présente.

Ayant suivi les Chytridinées dans leur œuvre de destruction parmi les organismes inférieurs, nous pensons que ces êtres peuvent occasionner dans les groupes supérieurs des ravages considérables. Quoi qu'il en soit, si cette vue de l'esprit obtenait con-

(2) Paul Vuillemin. Les tubercules radicaux des légumineuses (Annales de la science agronomique française et étrangère, Tome I, 1888).

firmation, les études déjà faites pourraient servir de point de départ à des recherches d'intérêt pratique.

Il est vrai que jusqu'ici aucun effort n'a été tenté dans le but d'enrayer l'action de ces parasites ; on a plutôt cherché à favoriser leur développement, afin de pouvoir les étudier ; tout récemment encore (1), M. Zopf proposait une méthode de culture qui lui a donné de bons résultats ; cette méthode consiste à semer à la surface de l'eau des cultures des grains de pollen appartenant de préférence aux conifères ; ces grains de pollen fournissent un milieu favorable à la germination des zoospores ; cette méthode a une action forcément limitée, la plupart des espèces ne pouvant subir dans ce milieu leur évolution complète.

Il n'est pas inutile sans doute de résumer les principaux points qui paraissent bien établis dans la biologie de ces êtres.

1° Contrairement à ce que l'on pense généralement, les Chytridinées ne se trouvent jamais dans un milieu en putréfaction ; dès que l'odeur caractéristique est sensible, il est inutile de continuer les cultures plus longtemps ; il faut donc éviter avec grand soin les causes qui peuvent amener cette putréfaction et en particulier, bien se garder d'introduire des matières animales susceptibles de se décomposer.

2° La lumière favorise l'émission des zoospores ; aussi, est-ce après une journée bien ensoleillée que l'on a chance de pouvoir assister à la sortie des corps reproducteurs ; j'ai tenté plusieurs fois de suivre le développement d'un sporange pendant la nuit sans aucun résultat.

3° L'humidité ne peut être mise en cause que pour les espèces terrestres ; or, on sait que les *Synchytrium* habitent les endroits humides, le bord des rivières ; une rosée abondante est nécessaire à la dissémination des spores mobiles.

4° La température a aussi une influence sur le développement ; mais son action paraît moins générale ; en effet, si la plupart des espèces vivent et se reproduisent pendant la belle saison, quelques-unes subissent leur évolution pendant l'hiver ; l'*Olpidium gleno-*

(1) W. Zopf, *loc. cit.*

dinianum Dang. attaquait les Péridiniens au cœur de l'hiver, alors que ceux-ci formaient des cellules immobiles. Les *Rhizidium Zygnematis* (1), *Rhizidium Schenkii* se trouvent dans les mêmes conditions.

J'ai employé deux méthodes dans la disposition des cultures : dans l'une, les parois de verre des flacons sont recouvertes d'un enduit opaque, excepté d'un seul côté ; dans l'autre, il n'y a aucune préparation spéciale. Le premier cas est surtout favorable, comme on le sait, au développement des algues ; cela explique probablement pourquoi les parasites ont été peu nombreux dans les premières cultures ; les algues plus vigoureuses résistaient mieux à l'attaque de leurs ennemis.

On pourrait maintenant essayer sur les Chytridinées l'action de certaines substances dont les effets sont connus sur quelques champignons parasites tels que les *Pérénosporées ;* les rapports étroits de parenté et de structure qui existent entre ces deux familles, permettent de croire que tout traitement s'appliquant à l'une, conviendra parfaitement à l'autre. S'il en était ainsi, on serait déjà, grâce aux travaux de plusieurs savants (2), en possession de méthodes permettant de lutter avec avantage contre des parasites, dont les ravages peuvent être reconnus et signalés d'un jour à l'autre chez les plantes cultivées ou les organismes supérieurs.

(1) Félix Rosen, *loc. cit.*

(2) Voir : Millardet et Gayon. De l'action du mélange de sulfate de cuivre et de chaux sur le Mildew. (Comptes-rendus de l'Académie des sciences, novembre 1885). — Max Cornu. Etude sur les Pérénosporées. Paris, Gauthiers-Villars, 1882. Prillieux. Les maladies de la vigne en 1887 (Session cryptogamique tenue à Paris, en octobre 1887, par les Sociétés *Botanique* et *Mycologique* de France).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE II

Micromyces Zygogonii sp. nov.

Fig. 1. Filament de *Zygogonium* ayant deux de ses cellules attaquées.

Fig. 2. Le parasite à un stade plus avancé de son développement.

Fig. 3. Le protoplasma de la cellule vide a fourni sept ou huit sphères.

Fig. 4. Le sporange composé au-dessus de la cellule vide ; il renferme de nombreuses zoospores, dont quelques-unes sont déjà libres.

Fig. 5. Autre aspect du sporange composé : deux compartiments ne renferment plus que quelques zoospores très actives.

Fig. 6. Deux sporanges composés vides ; à côté d'eux, la cellule épineuse qui leur a donné naissance.

Fig. 7 et 9. Les cellules enkystées du *Micromyces*.

Fig. 8 et 10. Deux cellules ordinaires dont le noyau central a été coloré par l'hématoxyline.

Sphærita endogena Dang., fig. 11-19

Fig. 11, 12, 13. *Euglena sanguinea* renfermant les kystes du *Sphærita* ; on reconnait ces kystes à leur protoplasma et à leur vacuole centrale.

Fig. 14. Sporange au moment de l'émission des zoospores.

Fig. 15. Kystes à paroi lisse dans une cellule d'*Euglena viridis*.

Fig. 16. Kystes à membrane épineuse.

Fig. 17. Mise en liberté des kystes dans l'eau des cultures, par désagrégation de la cellule nourricière.

Fig. 18. Germination des kystes.

Fig. 19. Sortie des zoospores par la papille terminale.

PLANCHE III

Sphærita endogena, fig. 1, 2

Fig. 1. Le kyste du *Sphærita* dans une cellule d'Euglène ; *n* le noyau de l'Euglène, *s* le kyste du parasite ; l'action du picro-carmin montre dans ce dernier un très petit noyau central.

Fig. 2. Le parasite à un âge moins avancé dans ses relations avec le noyau de la cellule.

Fig. 8. Zoospores de *Sphærita*, libres ou réunies ensemble.

Olpidium Sphæritæ sp. nov.

Fig. 3 et 4. Sporanges vides d'Olpidium à l'intérieur des kystes épineux du *Sphærita*.

Fig. 5. Le début du développement de ces sporanges.

Fig. 6. Sporange presque mûr.

Fig. 7. Sortie des zoospores.

Phacus alata Klebs, fig. 9

Fig. 9. Individu attaqué par le *Sphærita endogena* ; on voit de chaque côté du sporange les deux corpuscules de paramylon.

Chytridium zoophthorum sp. nov., fig. 10

Fig. 10. Carapace de Rotifère présentant à sa partie antérieure de nombreux sporanges munis de filaments nourriciers ramifiés.

Fig. 21. Germination des zoospores.

Chytridium Brauni sp. nov., fig. 11

Fig. 11. Une colonie d'*Apiocystis Brauniana* sur un filament d'algue ; à la surface de cette colonie se trouvent de nombreux sporanges.

Chytridium globosum A. Br., fig. 12-16

Fig. 12. Sporanges sur un individu libre et sur une oospore de *Chlamydomonas*.

Fig. 13. Sortie des zoospores.

Fig. 14. La même espèce sur un kyste de *Vampyrella*.

Fig. 15. Sortie des zoospores. Les kystes étant plongés dans la masse gélatineuse d'une colonie de *Glœocystis vesiculosa*, les zoospores rampent en s'allongeant fortement.

Fig. 16. Les sporanges de la Vampyrelle en *b*; en *c* kyste du *Chytridium*.

Chytridium Brebissonii sp. nov., fig. 17

Fig. 17. Nombreux sporanges à tous les âges, sur les cellules externes du *Coleochæte scutata* Bréb.

Chytridium simplex sp. nov., fig. 18-20

Fig. 18. Un sporange sur un kyste de *Cryptomonas*.

Fig. 19. Nombreux sporanges fixés sur la zone gélatineuse superficielle.

Fig. 20. Sortie des zoospores.

Rhizidium Euglenæ Dang., fig. 22

Fig. 22. Sporange et kyste épineux sur une cellule d'Euglène.

Rhizidium Lagenaria (*Chytridium Lagenaria* Schenk), fig. 23

Fig. 23. Deux individus sur un *Vaucheria*; dans l'un les zoospores sortent en une masse compacte.

Rhizidium catenatum sp. nov., fig. 24

Fig. 24. Sporanges avec leurs renflements; en *b* les zoospores ont germé dans leur cellule.

Chytridium Elodeæ sp. nov., fig. 25

Fig. 25. Sporanges sphériques produisant de grosses zoospores.

La fig. 26 représente une espèce indéterminée qui vit sur le *Phacotus viridis*.

RECHERCHES

SUR LE MODE D'UNION DE LA TIGE ET DE LA RACINE

Chez les DICOTYLÉDONES

Par M. P.-A. DANGEARD

INTRODUCTION

Il est bien difficile de comprendre le mode d'union de la tige et de la racine principale chez les Phanérogames, tel qu'il est exposé, soit dans les Traités généraux, soit dans les Mémoires assez nombreux qui ont été publiés sur ce sujet; il y a là cependant un point d'anatomie générale qu'il est nécessaire d'éclaircir avant d'adopter définitivement une définition quelconque du système conducteur de la tige et de la racine. Ces considérations nous ont engagé à entreprendre une série de recherches sur la structure anatomique des organes primaires de la jeune plante et sur les relations qui s'établissent entre eux ; nous avons successivement étudié un grand nombre de familles, et le plus souvent, dans la même famille, plusieurs espèces appartenant à différents genres; nous essayions au début de contrôler et de simplifier, s'il était possible, les notions fournies par divers observateurs, mais lorsque nous avons cherché à coordonner les résultats généraux de cette étude, la question s'est présentée sous un nouveau jour ; il a été possible de ramener à quelques idées simples tous les cas particuliers et d'expliquer la structure de l'axe hypocotylé presque aussi facilement que celle de la tige proprement dite.

Nous désirons comprendre dans le travail d'ensemble les Gymnospermes et les Monocotylédones ; or il nous manque encore

un certain nombre de germinations indispensables pour terminer ce qui est relatif à ces groupes ; il était préférable, semble-t-il, dans ces conditions, de prendre date pour des faits qui, pour la plupart, n'ont même pas été soupçonnés jusqu'ici, et ne sont qu'incomplètement exposés dans une Note à l'Académie des sciences (1). En donnant cette étude préliminaire, nous avons un autre but, c'est de provoquer de la part des anatomistes des observations critiques qui nous permettront, dans le travail définitif, soit de rectifier quelques inexactitudes involontaires, soit de compléter quelques-uns des résultats, soit enfin de répondre aux objections qui ne manqueront pas d'être faites.

Ce travail ne peut donc être une énumération de détails, quelque puisse être leur intérêt ; il est destiné à mettre en évidence les principes qui découlent de ces recherches ; on comprendra qu'il n'y avait pas lieu de signaler et d'analyser longuement tous les travaux qui ont paru sur le sujet, puisque nous n'en connaissons aucun qui se soit placé au même point de vue ; il sera utile cependant, lorsque l'occasion se présentera, de mettre en parallèle les opinions qui ont été émises par divers observateurs soit pour en montrer l'inexactitude, soit pour voir comment elles peuvent s'appliquer à la nouvelle interprétation que nous proposons.

I

La jeune plante, provenant du développement de l'œuf dans l'ovule, est désignée sous le nom d'*embryon*. Cet embryon, longtemps avant la maturité de la graine, et quel que soit le mode de cloisonnement qui lui a donné naissance, possède un axe ou *tigelle* supportant deux mamelons qui sont les *cotylédons* ; l'autre extrémité de la tigelle, celle qui dans l'ovule regarde le micropyle, se termine par un cône, la *radicule*, première ébauche de la racine ;

(1) P.-A. Dangeard. Le mode d'union de la tige et de la racine chez les Angiospermes (Comptes-rendus de l'Académie des sciences, 15 octobre 1888).

on trouve plus ou moins longtemps à cette extrémité les traces du *suspenseur*.

L'embryon se trouve de bonne heure en contact dans la graine avec les réserves nutritives de l'albumen ; il les digère ; mais tandis que la digestion est complète dans un grand nombre de familles à la maturité de la graine, dans d'autres elle est incomplète : l'embryon se trouve alors entouré d'une quantité plus ou moins considérable d'albumen.

Dans la graine mûre, l'embryon n'est plus une simple masse de parenchyme homogène ; on y distingue des cordons de cellules étroites, allongées ; ce sont des faisceaux à l'état procambial : la distinction en bois et liber n'a lieu ordinairement qu'à la germination ; il arrive cependant de pouvoir constater, avant cette période, la présence de cellules grillagées et de quelques rares trachées.

Entre les deux cotylédons, se trouve la *gemmule* ; elle n'est en général représentée que par un point de végétation plus ou moins conique, et par une paire de mamelons foliaires correspondant à l'intervalle des cotylédons ; parfois cependant, elle est beaucoup plus développée et les premières feuilles se trouvent appliquées sur l'axe, constituant un bourgeon terminal.

Si l'on vient à examiner la disposition des cordons procambiaux, on voit qu'ils forment les nervures des cotylédons ; leur mode de distribution va nous arrêter un instant : il a en effet une grande importance.

1° Le plus souvent la nervation des cotylédons est *penninerve ;* on trouve une nervure médiane qui fournit de chaque côté les nervures latérales du limbe cotylédonnaire ; ces ramifications sont plus ou moins grosses et font avec la nervure médiane un angle de grandeur variable ; en pénétrant dans le pétiole, cette nervure se divise en deux, parfois d'une façon incomplète.

A ce mode de nervation des cotylédons correspond la disposition binaire des faisceaux de la racine qui est si répandue dans les Dicotylédones.

2° La nervation des cotylédons est *palminerve :* on peut désigner

sous ce nom les cas où la nervure médiane est remplacée par trois ou quatre nervures de grosseur sensiblement égale, qui restent isolées dans le pétiole ou n'y subissent qu'une rapide anastomose ; parmi ces nervures, les unes suivent les bords du limbe à quelque distance en y distribuant des ramifications, les autres se rendent dans le milieu du cotylédon en émettant également des rameaux latéraux.

A ce mode de nervation des cotylédons correspond, dans la racine, le type quatre qui, après le précédent, est le plus fréquent dans les Dicotylédones.

Ainsi donc, de très bonne heure, dès la première apparition dans le méristème primitif de l'embryon des cordons procambiaux, on peut prévoir en général le nombre des faisceaux que possédera la racine terminale.

Il peut d'ailleurs arriver qu'il soit impossible de se rendre compte, par l'aspect extérieur, du mode de nervation des cotylédons; ces derniers, dans quelques genres (*Acanthus*, Viciées *Faba*, etc.), se gorgent de matières nutritives qui masquent complétement les nervures ; il faudra, dans ce cas, s'assurer par des coupes du nombre des nervures et de leur mode de distribution ; nous serons d'ailleurs conduit à traiter plus loin cette question avec quelques détails.

Les cotylédons se rapprochent par leur base et leurs pétioles viennent à se réunir intimement ; on est alors dans la tigelle, qui peut être envisagée commodément comme une soudure des pétioles ; on y distingue, sur une section transversale, deux parties : le *cylindre central* et *l'écorce* ; dans le cylindre central, on trouve un nombre variable de cordons procambiaux qui sont la continuation de ceux des cotylédons et que l'on peut nommer par suite *faisceaux cotylédonnaires ;* le parenchyme central est la *moelle;* les rayons médullaires séparent entre eux les faisceaux libéro-ligneux ; l'assise interne de l'écorce ou *endoderme*, est à ce moment assez difficile à reconnaître ; les plissements caractéristiques manquent assez souvent ; le parenchyme cortical est formé de cellules sphériques, recouvertes par *l'épiderme.*

La tigelle de l'embryon pris dans la graine ne possède ordinairement dans son cylindre central que des faisceaux cotylédonnaires encore à l'état procambial; mais si la *gemmule* possède déjà quelques feuilles, on retrouve la trace des faisceaux foliaires qui descendent plus ou moins bas dans l'intervalle des faisceaux cotylédonnaires.

La racine a son cylindre central insuffisamment différencié pour qu'il soit possible de l'étudier fructueusement avant la germination; il n'en est pas de même du parenchyme cortical et surtout de l'épiderme; on sait qu'à un certain niveau, à l'unique assise épidermique correspondent deux assises dont l'une, l'extérieure, servira, en se cloisonnant tangentiellement, à former la *coiffe*, et dont l'autre constituera *l'assise pilifère*; plusieurs auteurs voient là un moyen de séparer la tige de la racine.

« La limite entre la radicule et la tigelle se trouve au point où se termine, contre l'épiderme extérieur, l'assise la plus externe de la coiffe... La différence anatomique entre l'épiderme de la racine et celui de la tige est un des caractères distinctifs importants de ces organes; or cette différence existe dans l'embyron; elle nous permet d'établir d'une façon précise, pour ainsi dire mathémathique, la limite entre la tige et la racine, mieux que tous les autres caractères ébauchés dans l'embryon... la limite entre la radicule et la tigelle se détermine de la même façon dans les embryons recouverts d'une gaine radiculaire; ils ne diffèrent des premiers, au point de vue qui nous occupe, que parce que l'épiderme de la radicule, au lieu de se continuer avec l'épiderme de la tigelle, est recouvert par un certain nombre d'assises du parenchyme cortical et par l'épiderme de cet organe. La limite entre la tigelle et la radicule se trouve au point où l'épiderme se continue avec l'une des assises corticales (1). »

Nous ne pouvons voir dans ce caractère un moyen de marquer la limite entre la racine principale et la tige; en voici les raisons:

La tige et la racine sont deux organes nettement différents; ces

(1) Ch. Flahaut. Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames (Annales des sc. nat., 6e série. Bot tome VI), p. 75-76.

organes sont constitués par un certain nombre de régions qui n'ont pas généralement le même accroissement intercalaire ; il en résulte que ces régions ne sont pas sur le même plan à leur point de raccord ; le collet, défini comme il vient d'être dît, ne peut marquer que la limite entre l'épiderme de la tige et l'*assise pilifère* de la racine (1) ; il n'indique rien en ce qui concerne le raccord des faisceaux, de l'endoderme, de la moelle et même du parenchyme cortical ; bien mieux, dans chacune de ces régions déterminées et pour la même raison, le raccord n'aura pas lieu nécessairement au même niveau.

On ne peut trouver un exemple plus frappant de l'inexactitude du mot *collet* — si on voulait l'appliquer à l'ensemble des régions de la tige et de la racine pour marquer l'endroit de leur union — que dans l'*Eranthis hyemalis*.

Les jeunes plantules d'*Eranthis hyemalis* ont deux cotylédons qui sont portés à quatre ou cinq centimètres au-dessus du sol ; l'axe qui les supporte, montre de bonne heure un renflement ovoïde qui se trouve situé à une profondeur de trois ou quatre centimètres dans le sol. Si l'on vient à faire l'anatomie de cette plantule, on voit que le prétendu axe n'est autre qu'une simple gaine cotylédonnaire jusqu'au niveau du renflement où se trouve la gemmule ; c'est là également que les deux faisceaux des cotylédons rentrent dans le véritable axe hypocotylé : mais l'assise épidermique qui recouvre la gaine cotylédonnaire à sa partie supérieure cesse bien avant d'arriver au niveau de la gemmule ; elle se trouve remplacée par une assise mortifiée représentant l'assise pilifère elle-même ou une assise sous jacente, qui s'étend de ce point sur toute la surface du tubercule et de la racine ; en même temps les cellules du parenchyme cortical ont subi une modification, et de sphériques sont devenues polyédriques.

On ne peut d'ailleurs expliquer cette particularité par l'influence du sol ; en effet les pédoncules floraux et les pétioles des feuilles qui appartiennent à des tubercules âgés, se trouvent dans

(1) C'est toujours avec cette signification que nous l'emploierons dans ce travail.

les mêmes conditions et n'en ont pas moins dans toute leur longueur un épiderme bien caractérisé.

Il faut donc admettre dans ce cas qu'à la suite d'un accroissement intercalaire très différent de l'écorce et du cylindre central de la tige et de la racine, le raccord de l'*assise pilifère* et de l'épiderme s'est trouvé reporté au-dessus de la gemmule, tandis que le raccord du système vasculaire a lieu seulement dans le tubercule.

En résumé, dans ce rapide examen de l'embryon, nous faisons prévoir :

1° L'importance du mode de nervation des cotylédons.

En général, *aux cotylédons penninerviés correspondra dans la racine le type binaire,*

aux cotylédons palminerviés correspondra le type quatre.

2° L'interprétation que nous faisons de la structure de la tigelle qui possède des faisceaux cotélydonnaires et des faisceaux foliaires, ce qui ramène son étude à celle d'un entre-nœud quelconque.

3° L'existence d'un raccord entre les diverses régions d'organes bien différents et la nécessité de chercher la manière dont se font les raccords pour chacune des régions ; il ne sera d'ailleurs possible d'arriver à une solution que pour les tissus différant sensiblement par leurs propriétés ou leur position dans l'un et l'autre organe.

II

A la germination, l'embryon développe sa radicule; cette radicule peut être recouverte entièrement, soit par l'épiderme seul, soit par quelques assises du parenchyme cortical de la tigelle; elle passe au travers, sort par le micropyle de la graine et se dirige vers le bas; c'est la racine principale, qui va fournir elle-même des racines secondaires.

La tigelle subit un accroissement intercalaire dont l'intensité varie avec les espèces; parfois les cotylédons restent dans le sol; on les dit *hypogés* (*Acanthus*, noyer, chêne, marronnier, Viciées.

etc.); ordinairement ils sont portés au-dessus du sol; ils sont *épigés*, on trouve d'ailleurs des passages; dans l'oranger par exemple, les cotylédons qui sont habituellement hypogés, peuvent cependant parvenir au-dessus du sol, acquérir de la chlorophylle et s'aplatir en lame.

Si la graine renferme encore une certaine quantité d'albumen, cet albumen est absorbé par les cotylédons; ces derniers se débarrassent de l'enveloppe vide de la graine; ils s'étalent et verdissent, ils se comportent alors comme de véritables feuilles.

Entre ces cotyléons, les feuilles du premier entre-nœud se développent, elles correspondent à l'intervalle des cotylédons; le premier entre-nœud s'allonge ensuite par croissance intercalaire.

Nous avons maintenant une plante complète dont les tissus sont bien différenciés; nous pouvons donc chercher les rapports que présentent entre elles les diverses parties de la jeune plante : racine, tigelle, cotylédons, feuilles proprement dites, premier entre-nœud.

Mais il est utile auparavant d'examiner les diverses opinions émises par les auteurs. L'expression *collet* sert le plus souvent à désigner la limite entre la tige et la racine ; mais cette limite a été envisagée de façons bien différentes. Les uns l'ont placée au point d'attache des cotylédons (Gaertner, Mirbel, A. Richard, etc.); d'autres, tout en constatant l'existence de cette limite, ne savent pas exactement où la placer (A. P. de Candolle, A. de St-Hilaire) (1).

Pour M. Clos (2), le *collet* occupe « toute la portion de l'axe compris entre les cotylédons d'une part et la base de la racine désignée elle-même par le lieu où commencent à se montrer les rangs réguliers et symétriques de radicelles... » C'est aussi l'opinion de M. Prillieux (3) qui admet une zone de transition plus ou moins étendue.

M. Van Tieghem s'est occupé dans plusieurs travaux du mode de passage de la tige à la racine, il a résumé ses idées à ce sujet

(1) D'après Gérard, loc. cit.

(2) Clos. Du collet dans les plantes (Ann. sc. natur., 3e série, t. XIII, 1849).

(3) Prillieux. Anatomie comparée de la tigelle et du pivot de la betterave pendant la germination (Soc. Botanique de France, p. 239, juillet 1877).

dans son traité de botanique (1) ; pour lui, comme pour M. Flahaut, la limite entre les deux membres se trouve à l'endroit où finit l'épiderme de la tige et où commence l'assise pilifère de la racine ; c'est là que se trouve le collet ; mais il indique en même temps « la transformation des faisceaux simples libériens et ligneux de la racine dans les faisceaux doubles libéro-ligneux de la tige.

1° Les faisceaux libériens de la racine s'élèvent simplement en ligne droite dans la tige. Les faisceaux ligneux, arrivés près du collet, multiplient leurs vaisseaux et se dédoublent suivant le rayon. Les deux moitiés se séparent et, s'inclinant à droite et à gauche, vont s'unir deux par deux en dedans des faisceaux libériens alternes de manière à former le bois des faisceaux libéro-ligneux. En se déplaçant, chaque moitié du faisceau ligneux tourne sur elle-même, se tord de 180°, de façon à diriger en dedans la pointe qu'elle présentait en dehors ; il en résulte que le bois du faisceau libéro-ligneux est centrifuge, tandis que le faisceau ligneux était centripède. Pendant ce temps, on a franchi la limite et l'on est désormais dans la tige. La tige a, dans ce cas, tout autant de faisceaux doubles que la racine avait de faisceaux libériens et ces faisceaux sont séparés par de larges rayons médullaires qui correspondent aux faisceaux ligneux de la racine (*Fumaria*, *Mirabilis*, *Dipsacus*).

2° Le plus souvent, les faisceaux libériens se dédoublent latéralement, comme les faisceaux ligneux, et leurs deux moitiés vont pour ainsi dire au-devant des deux moitiés ligneuses, pour former avec eux autant de faisceaux libéro-ligneux séparés par des rayons plus étroits (*Tropæolum*, *Acer*, *Phaseolus*, *Cucurbita*).

3° Quelquefois enfin les faisceaux ligneux restent en place en se tordant de 180° degrés, et ce sont les faisceaux libériens dédoublés qui font tout le chemin pour venir s'unir, en dehors d'eux, en autant de faisceaux libéro-ligneux (*Medicago*, *Lathyrus*, *Ervum*, *Phœnix*). »

M. Gérard, qui a fait du passage de la racine à la tige l'objet

(1) Van Tieghem. Traité de Botanique, p. 765-766.

d'un important travail (1), a exprimé des idées analogues ; il admet la transformation des faisceaux de la racine en faisceaux de la tige, opinion partagée également par M. Dodel (2) et Mlle Goldsmith (3). M. Gérard croit pouvoir établir « qu'il n'y a aucun caractère de famille à tirer de l'étude du collet ; il y a seulement une certaine constance dans l'espèce (4). »

On doit à M. Vuillemin un aperçu très ingénieux de la tigelle et de son rôle (5) ; pour lui, la tigelle est un membre axile dépourvu de systèmes propres, sauf l'épiderme, et traversé par les systèmes d'un membre appendiculaire. Voilà tout le secret de sa structure hybride de tige et de racine sans qu'elle soit par elle-même l'une ou l'autre (6) ; il admet que le système radical se trouve entraîné en tout ou en partie vers les cotylédons, que les faisceaux radicaux, devenus nervures médianes des cotylédons, forceront chaque faisceau foliaire d'origine caulinaire à se bifurquer pour ne plus former que les nervures latérales... « C'est dans le limbe cotylédonnaire, après toutes ces péripéties, que les faisceaux radicaux, totalement (*Silybum*, *Calendula*) ou plus souvent en partie, se raccordent aux faisceaux caulinaires par l'intermédiaire du réseau des nervures de ce limbe. Dans ce cas au moins, chaque cotylédon est formé de deux demi-feuilles soudées à la puissante trace radicale (7). » M. Vuillemin a étudié un cas des plus difficiles, celui des Composées ; il n'eût certainement pas émis cette théorie avec un sujet d'étude plus favorable.

Les résultats de nos recherches sur le mode d'union de la tige à la racine nous ont conduit à formuler des idées bien dif-

(1) R. Gérard. Recherches sur le passage de la racine à la tige. (Ann. des Sc. nat. 6e série, Bot. tome II.) Thèse de doctorat.

(2) Dodel. Der Uebergang der Dicotyledonen-Stengels in die Pfahl-Wurzel (Pringsheim Jahrb. 8e vol., 1872).

(3) S. Goldsmith. Beitrage zur Entwick. Fibrova. In Stengel und in der Hauptwurzel der Dicotyledonen. Zurich, 1876.

(4) *loc. cit.*, p. 154 du tirage à part.

(5) Paul Vuillemin. De la valeur des caractères anatomiques au point de vue de la classification des végétaux. Tige des composées. Paris, J.-B. Baillière, 1884.

(6) *loc. cit.*, p. 25.

(7) *loc. cit.*, p. 26, 27.

férentes de celles qui viennent d'être exposées ; il nous reste à les justifier ; voyons d'abord en quoi elles consistent :

« Il faut considérer séparément trois parties : la racine, les faisceaux fournis par les cotylédons, les faisceaux fournis par les feuilles. Les faisceaux de la racine ne s'allongent que vers le bas ; aussi ne dépassent-ils jamais les cotylédons ; ce sont les faisceaux foliaires qui ont été jusqu'ici fréquemment confondus avec ceux de la racine Les faisceaux des cotylédons prennent un grand développement vers le bas, par suite d'un allongement terminal et d'une croissance intercalaire. Nous allons étudier les relations qu'ils présentent avec ceux de la racine, en ne nous occupant d'abord que des faisceaux vasculaires.

A. — La racine possède deux faisceaux

» Cas général : *Les faisceaux sont également au nombre de deux dans chaque pétiole des cotylédons.* — Ils descendent verticalement et viennent s'unir plus ou moins bas à la partie interne du faisceau correspondant de la racine : il en résulte une disposition en forme de T ou de V ; selon les familles et les genres, les deux faisceaux du pétiole restent plus ou moins écartés. Si la croissance intercalaire est faible, il existe des traces des vaisseaux de la racine entre les branches du V jusqu'à la base des cotylédons.

» Tous les autres cas que nous allons décrire ne sont que des modifications de celui-ci ; il est d'ailleurs de beaucoup le plus répandu. On le trouve dans les familles suivantes : Renonculacées : *Nigella, Delphinium, Helleborus, Thalictrum, Adonis ;* Capparidées : *Cleome, Gynandropsis ;* Crucifères : *Barbarea, Iberis, Succovia, Heliophila ;* Caryophyllées : *Saponaria ;* Légumineuses : *Baptisia ;* Ombellifères : *Didiscus, Œnanthe ;* Solanées : *Capsicum, Solanum, Lycopersicum ;* Labiées : *Phlomis, Ocimum ;* Scrophulariées : *Alonsoa ;* Acanthacées : *Acanthus ;* Rubiacées : *Sherardia, Asperula ;* Campanulacées : *Platycodon, Campanula ;* Aristolochiées : *Aristolochia ;* Chénopodées : *Atriplex, Chenopodia, Kochia, Salsola, Basella ;* Phytolaccées : *Rivina,* etc.

» Cas secondaire : *Le pétiole des cotylédons renferme deux faisceaux médians et deux latéraux.* — Les premiers se comportent comme dans le cas général ; les latéraux s'anastomosent plus ou moins longuement avant de rejoindre le médian vers le bas.

» Il en est ainsi chez les Composées : *Lonas, Catananche, Helminthia, Sonchus, Artemisia, Picridium, Chrysanthemum,* et chez quelques Renonculacées : *Eranthis, Aquilegia, Ranunculus.*

B. — La racine possède quatre faisceaux

» Cas général : *Les faisceaux sont également au nombre de quatre dans le pétiole.* — Les deux médians s'unissent à un faisceau de la racine suivant le mode général ; les latéraux, d'un cotylédon à l'autre, se comportent de même à l'égard des faisceaux de la racine inter-cotylédonnaires ; il en résulte la formation de quatre V ou T.

» Cette disposition se rencontre chez les Convolvulacées : *Convolvulus, Calystegia, Ipomœa, Quamoclit ;* dans les Balsaminées : *Impatiens ;* dans quelques Légumineuses : *Abrus, Ceratonia, Faba.*

» Cas secondaire : 1° *Il y a deux faisceaux par pétiole,* par suite d'une fusion de chaque médian avec le latéral : *Acer ;* Malvacées : *Hibiscus, Lavatera.*

» 2° *Il y a trois faisceaux par pétiole ;* les deux médians se réunissent ; Cucurbitacées : *Bryonia, Momordica, Cucumis, Echinocystis ;* Euphorbiacées : *Euphorbia.*

» Les faisceaux latéraux peuvent d'ailleurs s'anastomoser et s'écarter ensuite avant d'aller former les branches du V : *Fagopyrum, Xanthium,* etc.

C. — La racine possède de quatre a huit faisceaux

» Cas général : *Il y a quatre faisceaux dans le pétiole : deux médians et deux latéraux.* — On trouve, comme en B, formation de quatre T ; puis chaque T se fend par le milieu suivant le rayon : il se forme ainsi cinq, six, sept ou huit faisceaux, la séparation n'ayant pas lieu au même niveau ; *Juglans, Ricinus,* etc, (1).

« Tels sont les rapports généraux du système vasculaire. Les faisceaux libériens se conduisent entre eux comme les faisceaux vasculaires, mais leur réunion n'a pas lieu nécessairement au même niveau ; ils viennent se placer extérieurement aux branches du V pour se fusionner ensuite à ceux de la racine ; si le pétiole possède du liber interne, ce liber se retrouve, comme on doit s'y attendre, plus ou moins bas dans l'axe hypocotylé.

» Les faisceaux foliaires viennent se fixer sur les faisceaux des cotylédons ; ils se placent avec ces derniers suivant une circonférence ; ils occupent l'espace correspondant à l'intervalle des cotylédons ; leur nombre et leur disposition varient avec les genres et aussi avec l'âge du végétal étudié ; à des feuilles opposées correspond une différenciation égale des deux groupes ; à des

(1) La nervation des cotylédons correspond à ces divers types.

feuilles alternes, une différenciation inégale ; il semble que ce soit là le point de départ de la diversité des cycles foliaires.

» En résumé, plusieurs conséquences découlent de cette étude :

» 1° Le plan vertical médian des cotylédons correspond toujours à un faisceau vasculaire de la racine ;

» 2° Les faisceaux de la racine ne dépassent jamais les cotylédons ;

» 3° L'insertion des faisceaux cotylédonnaires sur les faisceaux de la racine se fait suivant un mode général ;

» 4° Il n'y a aucune limite absolue entre la tige et la racine : la désignation de *collet* peut être réservée au plan qui sépare l'assise pilifère de l'épiderme, à condition toutefois de ne pas y attacher une autre signification ;

» 5° Le nombre des faisceaux de la racine correspond, dans une certaine mesure, à celui des cotylédons. Il n'est guère possible, d'après ce qui précède, de considérer le système libéro-ligneux de la racine comme un seul faisceau ;

» 6° L'étude des rapports réciproques des faisceaux de l'axe, à condition de les généraliser, ne peut que simplifier l'anatomie végétale (1). »

III

A. La racine possède deux faisceaux

Il a été dit précédemment que la disposition binaire des faisceaux de la racine était sous la dépendance du mode de nervation des cotylédons qui étaient, dans ce cas, penninerviés ; il est nécessaire d'entrer dans quelques détails.

Pendant la germination, le limbe et le pétiole des cotylédons ont subi, à des degrés divers, un accroissement ; les faisceaux y sont maintenant différenciés en bois et en liber et ils peuvent être étudiés. La nervation penninerve, telle qu'elle est comprise dans ce travail, n'a rien à voir avec la forme des cotylédons ;

(1) P.-A. Dangeard. Le mode d'union, etc., *loc. cit.*

ceux-ci peuvent être étroits et allongés (*Scandix*, fig. 1, pl. IV, *Salsola*) ; ovales allongés (*Agrostemma*) ; ovales obtus (*Berteroa incana*, *Arabis stricta*, *Aristolochia fimbriata)*; ils ont parfois la forme d'une spatule (*Ocimum basilicum)*; assez rarement, ils sont découpés en deux lobes profonds (*Succovia*, fig. 4, pl. IV).

Si les cotylédons sont étroits, la nervation penninerve se montre dans toute sa netteté ; la nervure médiane ne fournit que de faibles ramifications latérales ; mais à mesure que le limbe acquiert une plus grande largeur dans les divers groupes, les nervures latérales prennent elles-mêmes une plus grande importance ; généralement le mode de nervation peut être encore facilement reconnu ; mais lorsque le limbe est découpé en deux lobes profonds, comme dans le *Succovia balearica*, la nervation se rapproche beaucoup de celle qui a été désignée sous le nom de nervation palminerve. Dans le *Succovia balearica*, en effet, le pétiole est très long et, au point de départ du limbe, on trouve trois grosses nervures, une médiane et deux latérales ; ces dernières se rendent dans la partie inférieure de chaque lobe ; la nervure médiane s'épuise presque entièrement un peu plus loin en fournissant deux nervures qui vont chacune dans la partie supérieure d'un des lobes (fig. 4, pl. IV) ; cette disposition rappelle beaucoup ce qui existe chez quelques Convolvulacées ; on pourrait même s'y tromper. Il est bon d'avoir un caractère qui permette de faire la distinction et de corriger dans une certaine mesure ce que les expressions employées pour désigner le mode de nervation peuvent avoir de défectueux. Or, dans les cas embarrassants, d'ailleurs peu nombreux, il faut recourir à l'examen du pétiole et voir quel est le nombre de faisceaux qui pénètrent dans la tigelle.

Il doit être bien admis que, dans notre pensée, la distinction de la nervation penninerve repose sur l'importance de la nervure médiane comparée à celle des nervures secondaires, ou plus exactement sur le fait que ces dernières ne sont que des dérivations de la nervure médiane.

On peut dire d'une façon générale que si les cotylédons sont

penninerviés, les faisceaux seront au nombre de deux dans le pétiole ; le faisceau libéro-ligneux qui constitue la nervure médiane, a un rôle particulier à remplir ; il devra donner en pénétrant dans la tigelle insertion à un faisceau ligneux de la racine ; il se divise, suivant le plan médian vertical du cotylédon, en deux moitiés qui restent séparées l'une de l'autre par un intervalle de largeur variable ; si cet intervalle est considérable, l'insertion du faisceau de la racine aura lieu très bas et la tigelle sera longue ; si, au contraire, les deux faisceaux sont incomplétement séparés en pénétrant dans l'axe hypocotylé, le faisceau ligneux de la racine montrera ses premières trachées sous les cotylédons ; il y a cependant des exceptions. Remarquons encore que les deux faisceaux cotylédonnaires font entre eux un angle dont l'ouverture correspond à la surface externe : ils sont orientés de manière que la ligne de séparation entre le bois et le liber reste quelque soit la grandeur de l'angle parallèle sensiblement à la surface du pétiole ; il en résulte que si l'angle est très ouvert comme dans plusieurs Renonculacées (*Delphinium staphysagria*, *Nigella hispanica*, etc.) les faisceaux se regardent par leur pointe et paraissent disposés, d'un cotylédon à l'autre, dans deux plans parallèles.

Prenons maintenant quelques exemples pour étudier comment se fait le raccord des différentes régions de la tige et de la racine.

1° Succovia balearica

(Fig. 11, 16-20, pl. IV)

Dans cette Crucifère, le pétiole des cotylédons est bien développé ainsi que la tigelle ; cette dernière possède sur une grande longueur deux rainures opposées qui correspondent à la soudure des pétioles de chaque cotylédon.

La réunion des deux nervures latérales qui se rendent dans la partie inférieure des lobes s'est faite un peu au-dessous du limbe et le pétiole, à l'endroit où il se continue avec la tigelle, ne présente plus que deux faisceaux libéro-ligneux provenant d'une

division de la nervure médiane ; ils sont séparés par un large intervalle ; le bois est formé par quelques vaisseaux séparés des îlots grillagés par une assise génératrice facile à reconnaître ; elle est parallèle à la surface du pétiole ; la pointe de chaque faisceau est légèrement reportée vers l'intérieur ; une assise de cellules amylifères (endoderme) se continue extérieurement d'un faisceau à l'autre sans se fractionner entre eux ; en face de chaque faisceau, elle se trouve séparée des îlots grillagés par un groupe triangulaire de cellules ; c'est une région du liber au même titre que les îlots grillagés; nous la désignerons désormais sous le nom de *périphragme* de πέρι autour et φράγμα cloison. Cette région a beaucoup attiré l'attention des anatomistes dans ces dernières années. M. Van Tieghem, qui le premier en a compris l'importance, lui a donné le nom de *péricycle* (1) et M. Morot l'a étudiée récemment avec détails (2). Selon la définition qui en a été donnée, cette assise s'étendrait entre les faisceaux et l'endoderme dans la tige et la racine et, d'après M. Morot, appartiendrait au tissu conjonctif. En ce qui concerne la racine, cette définition est exacte, mais elle ne l'est plus, d'après nous, lorsqu'on veut l'appliquer à la tige ; nous pensons que généralement, sinon toujours, les faisceaux confinent à l'endoderme ; le nom de *périphragme* peut alors s'appliquer à la région libérienne du faisceau extérieure aux îlots grillagés ; s'il devenait prouvé que, par *exception*, les faisceaux soient séparés de l'endoderme par du conjonctif, le terme péricycle devrait être conservé ; mais le fait, s'il existe, est loin d'avoir la généralité qu'on lui attribue actuellement (3).

Si on fait abstraction un moment des faisceaux foliaires, la tigelle, résultat de la concrescence des deux pétioles, a la structure suivante : le parenchyme extérieur à l'assise endodermique est devenu le parenchyme cortical sans changer aucun de ses carac-

(1) Ph. Van Tieghem. Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées (Bul. Soc. bot. de France, 1882, t. XXIX, p. 280).

(2) Louis Morot. Recherches sur le péricycle. (Ann. des Sc. natur., 6e série, Bot. Tome XX).

(3) Voir également : J. d'Arbaumont. Note sur le péricycle, p. 141 ; et Morot. Réponse à la note de M. d'Arbaumont sur le péricycle, p. 203. (Bull. Soc. Bot., 2e série, tome VIII, 3, 1886).

tères ; le cylindre central comprend quatre faisceaux cotylédonnaires disposés en deux groupes avec la disposition et la structure qu'ils affectaient dans le pétiole ; il est entouré par l'endoderme qui a rejoint ses bords ; le tissu conjonctif s'étend dans les rayons médullaires jusqu'à l'endoderme.

Mais de bonne heure, le système du premier entre-nœud vient s'intercaler et pénétrer dans l'intervalle des cotylédons : dans le *Succovia balearica*, on trouve six faisceaux libéro-ligneux principaux, trois de chaque coté, qui se placent avec les faisceaux cotylédonnaires, suivant le contour d'une ellipse ; ils se réunissent plus bas en un seul ; dans l'espace qui sépare les faisceaux foliaires, on peut voir quelques îlots grillagés qui se forment au contact de l'endoderme.

Ils correspondent à des faisceaux foliaires plus jeunes, et comme ces derniers auront plus tard un périphragme extérieur aux îlots grillagés, on est conduit à considérer cette région comme ayant un développement centrifuge ; l'arc d'endoderme que chaque faisceau amène avec lui a une différenciation en rapport avec l'âge du faisceau ; il en est de même du conjonctif qui l'accompagne ; à un niveau donné, l'arc d'endoderme qui correspond aux faisceaux cotylédonnaires peut donc être bien différencié, alors que celui qui se trouve extérieurement aux faisceaux foliaires ne l'est pas encore.

L'assise génératrice s'étend dans les rayons médullaires et les cloisonnements se font dans les cellules qui touchent à l'endoderme ; il faut bien remarquer d'ailleurs que les rayons médullaires n'ont pas tous la même valeur ; tous sont formés de conjonctif ; mais tandis qu'il ne descendra normalement aucun faisceau dans ceux qui séparent les faisceaux cotylédonnaires, il n'en sera pas de même dans les autres ; l'apparition de faisceaux foliaires distincts déterminera une division du conjonctif existant et aussi parfois une intercalation des rayons médullaires appartenant à un même système foliaire ; le nombre des rayons médullaires est d'ailleurs modifié par les anastomoses qui se produisent entre faisceaux.

En approchant du collet, on voit apparaître les premières traces du faisceau ligneux de la racine ; ce sont d'abord quelques trachées intercalées entre les faisceaux cotylédonnaires; plus bas, le nombre de ces trachées augmente et elles forment le pied du T, dont les faisceaux cotylédonnaires représentent les branches ;. le liber de ces faisceaux leur est encore opposé ; mais il en est séparé par une zone génératrice qui a produit déjà plusieurs assises de liber secondaire ; il existe une moelle à cellules larges et les rayons médullaires sont envahis par une lignification dont le produit consiste en fibres à section quadrangulaire.

Puis assez brusquement, le diamètre de la racine diminue ; les deux T rapprochent leurs branches et les confondent ; les deux faisceaux de la racine arrivent à se toucher formant une bande ligneuse ; au milieu de cette bande se trouvent de chaque côté deux ou trois vaisseaux à large ouverture qui continuent les faisceaux cotylédonnaires ; le liber de ces derniers s'est fusionné avec celui de la racine ; ces vaisseaux ont embarrassé les anatomistes ; ils ont été interprétés d'abord comme le début des formations secondaires ; puis M. Van Tieghem a reconnu qu'ils appartenaient aux formations primaires ; nous aurons à revenir sur ce point dans le courant de ce travail.

Ajoutons, pour terminer ce rapide examen, que l'assise génératrice déjà signalée, qui passe entre le liber et ces premiers vaisseaux et s'étend sur toute la circonférence, produit rapidement les formations secondaires ligneuses, caractéristiques de la racine des crucifères en même temps que du liber secondaire stratifié.

L'exfoliation de l'écorce primaire de la racine, y compris l'endoderme, se produit de bonne heure.

En résumé, chez le *Succovia balearica*, la tigelle fort longue peut être considérée comme résultant de la soudure du pétiole des cotylédons ; les faisceaux cotylédonnaires y sont au nombre de quatre en deux groupes ; dans l'intervalle qui les sépare descendent de chaque côté, trois foliaires qui bientôt se réunissent.

Au niveau du collet, on ne retrouve plus que les faisceaux cotylédonnaires ; les faisceaux ligneux de la racine s'insèrent

entre ceux de chaque cotylédon en formant un T dont les branches représentent les faisceaux cotylédonnaires.

On arrive à la structure primaire normale de la racine par rapprochement des deux T et fusion de leurs branches ; à ce moment la moelle a disparu. Le raccord du système vasculaire de la tigelle et de la racine occupe l'intervalle compris entre le lieu où l'on trouve les premières trachées entre les faisceaux cotylédonnaires et celui où les deux branches du T se fusionnent. Quoique l'assise génératrice, qui se développe de très bonne heure, soit défavorable à l'étude, on peut voir cependant que le liber des deux faisceaux cotylédonnaires vient se réunir dans le faisceau libérien de la racine, au niveau de la fusion de la partie vasculaire de ces deux faisceaux ; le raccord des deux organes se traduit extérieurement par une diminution du diamètre de l'axe.

Constatons qu'il résulte de cette description même que les faisceaux ligneux de la racine se trouvent dans le plan vertical qui passe par le milieu de chaque cotylédon.

2° **Ocimum basilicum**

(Fig. 12, 21-22, pl. IV)

L'étude d'une plantule assez développée va nous montrer quelques particularités nouvelles. Le pétiole présente encore deux faisceaux libéro-ligneux distincts et orientés normalement ; un arc d'endoderme s'étend de l'un à l'autre et à chaque extrémité se confond avec le parenchyme conjonctif ; en pénétrant dans la tigelle, ces faisceaux conservent leur orientation (fig. 21, pl. IV); les éléments ligneux y sont disposés en deux ou trois files radiales ; les îlots grillagés sont nombreux et séparés de l'endoderme par trois ou quatre assises de cellules constituant le périphragme ; il y a une zone cambiale qui fonctionne normalement.

Deux faisceaux foliaires descendent du premier entre-nœud dans chaque intervalle existant entre les cotylédons (fig. 12, 21, pl. IV) ; ils viennent s'anastomoser avec les faisceaux cotylédonnaires ; il se forme ainsi dans la tigelle, un peu au-dessous des

cotylédons, quatre groupes libéro-ligneux ; chacun d'eux comprend un faisceau cotylédonnaire et un faisceau foliaire ; les endodermes se sont rejoints, les périphragmes également ; mais on voit que celui qui correspond au plus âgé, c'est-à-dire au faisceau cotylédonnaire, a une largeur plus grande ; cette région du liber est donc le siége d'une prolifération de cellules assez active sous l'endoderme (fig. 14, pl. V).

La zone cambiale est active ; elle s'étend latéralement et réunit les quatre groupes deux à deux, interrompue seulement entre les faisceaux cotylédonnaires ; ce sont les cellules des rayons médullaires qui touchent à l'endoderme, qui montrent les premiers cloisonnements ; quelques îlots grillagés se forment également au contact de l'endoderme dans les rayons médullaires ; ils seront plus tard séparés de cette assise par un périphragme ; on est ainsi conduit à admettre que cette région du liber a un développement centrifuge par rapport à la région des îlots grillagés.

L'insertion des faisceaux de la racine a lieu comme dans le *Succovia ;* on voit quelques trachées apparaître entre les pointes des faisceaux cotylédonnaires ; leur nombre augmente et arrive à former un pied assez long aux deux T ; lorsque ces derniers ont réuni leurs branches, le raccord de l'endoderme de la tige avec celui de la racine a eu lieu ; l'assise pilifère a succédé à l'épiderme ; les périphragmes sont venus par leur position même et la diminution de leurs éléments se perdre dans le liber ; les îlots grillagés se sont réunis également au liber de la racine et les vaisseaux des cotylédonnaires sont remplacés dans la racine par d'autres vaisseaux à plus large ouverture que M. Van Tieghem, comme on le verra bientôt, désigne sous le nom de métaxylème ; la zone cambiale se continue dans la racine, entre métaxylème et liber, et s'étend rapidement dans le péricycle.

3° Atriplex hortensis

(Fig. 24-27, Pl. IV)

La tigelle, dans cette plante, arrive à posséder une structure

fort compliquée, et il était nécessaire, pour essayer de l'interpréter, d'avoir étudié préalablement quelques exemples plus simples.

On trouve encore dans le pétiole des cotylédons deux faisceaux distincts, orientés normalement; ils font entre eux un angle assez grand ; on observe une légère déviation intérieure de leur pointe ; en pénétrant dans la tigelle, ils restent encore quelque temps en dehors des faisceaux foliaires de taille différente qui descendent des feuilles (fig. 24 pl. IV); puis ils se rangent presque tous sur un même cercle (fig. 25, pl. IV); quelques-uns cependant restent en dehors.

Le nombre des faisceaux foliaires décroît progressivement par suite des anastomoses qu'ils contractent entre eux ; les faisceaux cotylédonnaires restent distincts ; en passant dans l'axe, ils ont acquis un paquet de fibres libériennes contigu à l'arc d'endoderme qui les accompagne : leur zone génératrice est très active et produit du bois secondaire et du liber stratifié : les îlots grillagés se trouvent séparés des fibres libériennes par quelques assises de cellules périphragmatiques : chacun des foliaires a la même constitution : mais les fibres libériennes ne sont différenciées que dans les plus âgés.

Si nous essayons de voir quelle est la marche du développement de chacun de ces faisceaux, nous trouvons que dans les faisceaux les plus jeunes, les îlots grillagés se trouvent au contact de l'endoderme, que la zone génératrice normale se produit entre ce dernier et le bois primaire, qu'un périphragme parenchymateux apparaît entre les îlots grillagés et l'endoderme; il se produit alors dans le périphragme, au contact de l'endoderme, des fibres libériennes; à la partie interne, une sclérification qui va de l'intérieur vers l'extérieur et entre les deux une seconde zone génératrice (fig. 13, pl. V.) qui s'étend ensuite entre les libers des faisceaux.

Les quatre faisceaux cotylédonnaires pénètrent dans la moelle; ils abandonnent leur périphragme; la partie scléreuse de cette région s'est en effet réunie à celle des faisceaux foliaires en formant un cercle continu; mais on voit encore à l'extérieur de la

zone cambiale périphragmatique les quatre îlots de fibres libériennes signalées précédemment (fig. 26, Pl. IV); on les retrouve très bas dans l'axe hypocotylé; en approchant du collet, une lignification très active réunit les faisceaux foliaires et les faisceaux propres de la racine.

On voit apparaître chaque faisceau ligneux de la racine entre les deux faisceaux cotylédonnaires; tout d'abord, ils en restent séparés par plusieurs assises de parenchyme (fig. 26, pl. 4); on ne voit encore à ce moment aucune trace du faisceau libérien de la racine; puis, comme dans le *Succovia* et l'*Ocimum*, les faisceaux ligneux de la racine confluent au centre, tandis que les faisceaux cotylédonnaires se fusionnent de chaque côté en un seul faisceau libéro-ligneux (fig. 27, pl. IV). Cet ensemble est encastré par une lignification du parenchyme qui l'entoure; le bois présente une épaisseur considérable dont nous aurons à étudier dans le travail définitif la disposition et le mode de formation.

M. Morot (1) attribue au péricycle ce que nous considérons comme une région libérienne du faisceau; de là, l'explication des divergences qui nous séparent sur la place de la seconde zone génératrice.

Nous voyons de plus que les faisceaux foliaires ne viennent point s'anastomoser avec les faisceaux cotylédonnaires, comme dans l'*Ocimum*. Ces derniers restent distincts jusqu'à leur point de raccord avec ceux de la racine ; de plus, ce raccord a lieu d'une manière presque théorique; il est impossible d'admettre une transformation des faisceaux ligneux de la racine en faisceaux de la tige en l'expliquant, comme on l'a fait jusqu'ici, au moyen d'une rotation de 180° de ces faisceaux.

C'est peut-être ici le lieu d'attirer l'attention sur les résultats importants d'une note récente de M. Van Tieghem (2).

« Aussitôt après l'achèvement du dernier vaisseau dans chaque faisceau vasculaire centripète, avant qu'aucune cloison tangen-

(1). *Loc. cit.* p. 277.

(2) Ph. Van Tieghem. Sur le second bois primaire de la racine (*Bull. de la Soc. bot.*, séance du 11 mars 1887).

tielle se soit encore formée dans l'assise conjonctive qui borde chaque faisceau libérien, antérieurement au premier début du bois secondaire, par conséquent, étudions la région du conjontif comprise entre deux faisceaux vasculaires centripètes consécutifs et le faisceau libérien qui les sépare. Nous y verrons certaines cellules, disposées en files longitudinales, s'élargir, épaissir et lignifier complétement leur membrane, se différencier enfin en autant de vaisseaux de même forme et sensiblement de même grosseur que le dernier de chaque faisceau centripète. La différenciation est successive ; elle part de chaque faisceau centripète et se dirige tangentiellement vers le milieu de chaque faisceau libérien, où les deux groupes de vaisseaux finissent ordinairement par se rencontrer et s'unir. Pourtant, si le faisceau libérien est très étalé, ils n'en atteignent pas le milieu et demeurent séparés (lupin, chêne, etc.); mais, fréquemment aussi, ils en sont séparés par des cellules conjonctives, soit d'un côté, soit des deux côtés à la fois et forment alors soit un arc indépendant (noyer, câprier, etc.), soit deux groupes distincts (caroubier, virgilia, etc.) Il ne se fait souvent qu'un seul rang de vaisseaux, mais, quand il existe entre eux et le faisceau libérien plusieurs assises conjonctives, il peut s'ajouter un second rang de vaisseaux en dehors du premier et même un troisième en dehors du second ; le développement du groupe est alors nettement centrifuge.

Il se constitue de la sorte, au bord interne des faisceaux libériens, tout autant de faisceaux vasculaires étalés tangentiellement et à développement centrifuge, alternes avec les faisceaux vasculaires rayonnants à développement centripète auxquels ils s'unissent latéralement çà et là, postérieurs à ces derniers, mais pourtant primaires comme eux et dont l'ensemble constitue le *second bois primaire de la racine.....* »

M. Van Tieghem propose alors pour le premier bois primaire le nom de *protoxylème* et le nom de métaxylème pour le *second bois primaire*.

Or, si l'on a bien suivi l'explication du raccord de la tigelle et de la racine telle que nous l'avons donnée, on voit que le métaxy-

lème continue directement les faisceaux cotylédonnaires ; si les deux T restent séparés, le métaxylème comprend quatre faisceaux libéro-ligneux ; s'ils confondent leurs branches, on n'a plus que deux faisceaux libéro-ligneux plus ou moins distincts ; si la tigelle est courte, les faisceaux foliaires peuvent descendre directement, leur liber se continuant par celui de la racine, leur bois par celui du métaxylème ; le changement est souvent très appréciable, grâce au plus grand diamètre de ces vaisseaux dans la racine.

La marche générale du raccord entre la tige et la racine est la même dans un grand nombre de genres ; nous les avons énumérés précédemment ; on pourra y joindre ceux qui ont été étudiés par M. Gérard (1) en leur appliquant l'interprétation que nous avons donnée, ce qui généralement ne présente aucune difficulté. Les différences d'aspect que peut présenter l'axe hypocotylé tiennent : 1° à la séparation plus ou moins complète des faisceaux cotylédonnaires et à la grandeur de l'angle qu'ils font entre eux ; cet angle est maximum dans plusieurs Renonculacées (*Nigella*, *Helleborus*); 2° au nombre et à la disposition des faisceaux foliaires ; 3° à la structure de chacun des faisceaux qui varie avec l'âge, l'endroit examiné et les espèces étudiées ; si les faisceaux ont du liber interne, ce liber les accompagne dans l'axe hypocotylé jusqu'à leur terminaison inférieure (*Solanées*, etc.) ; il en est de même des canaux secréteurs s'il en existe.

Cas secondaire. — Le pétiole des cotylédons renferme deux faisceaux médians et deux latéraux

On a vu qu'en général, à des cotylédons penninerviés correspondait une racine binaire, le faisceau de la nervure médiane se divisant en deux dans le petiole. Déjà, dans le *Succovia*, les cotylédons paraissaient rentrer dans le type palminerve ; mais ce n'était qu'une apparence due à un rapide départ de ramifications importantes.

Les Composées et quelques Renonculacées présentent une dis-

(1) *Loc. cit.*

position qui paraît relier entre eux les deux types principaux distingués au début ; dans le *Nigella hispanica*, le pétiole, à sa partie inférieure, montre deux faisceaux latéraux qui ne rejoignent les médians qu'à l'endroit même où il se continuent avec la tigelle ; on est encore cependant dans le cas général. Dans l'*Aquilegia vulgaris*, les faisceaux latéraux ne se réunissent plus aux médians en pénétrant dans la tigelle ; ils contractent une anastomose d'un cotylédon à l'autre dans une courte gaine cotylédonnaire et pénètrent ensemble dans l'axe hypocotylé ; ces faiseaux peuvent, si la gaine est longue (*Eranthis hyemalis*, fig. 15, pl. IV) rejoindre, après s'être anastomosés, le médian dans la gaine elle-même. Qu'ils rejoignent les médians dans la gaine ou dans la tigelle, ces faisceaux latéraux n'ont aucune importance au point de vue du raccord de la tige et de la racine ; ce sont les médians qui donnent insertion au faisceau ligneux de la racine comme dans le cas général.

La disposition des nervures dans le limbe présente quelques particularités qui doivent être signalées ; dans les Composées, la nervure médiane reste distincte jusqu'au sommet du limbe ; les faisceaux latéraux ont un trajet sinueux ; ils s'anastomosent avec les ramifications secondaires de la nervure médiane en formant un réseau à grandes mailles tout à fait caractéristique ; les *Eranthis*, *Aquilegia* et *Ranunculus* ont des cotylédons penninerviés à ramifications secondaires importantes.

1° Catananche lutea

(Fig. 14, 23. Pl. IV)

Les cotylédons de la plantule se rétrécissent en un long pétiole : les deux pétioles forment à leur base une courte gaine cotylédonnaire qui renferme le premier entre-nœud et ses appendices ; à ce niveau, les faisceaux médians comprennent chacun trois ou quatre trachées et quelques cellules grillagées ; l'angle qu'ils forment entre eux est peu ouvert et rempli par quelques cellules de parenchyme ; l'endoderme se continue extérieurement de l'un

à l'autre ; les faisceaux latéraux sont également très petits ; ils se réunissent, d'un cotylédon à l'autre, en un groupe à 90° des médians (fig. 23. pl. IV).

Suivons ces faisceaux dans la tigelle ; la gaine cotylédonnaire s'unit au parenchyme cortical du premier entre-nœud ; à ce moment, faisceaux médians et faisceaux latéraux pénètrent dans le cylindre central de la tigelle ; ils y constituent quatre groupes opposés deux à deux : le groupe des faisceaux médians est le plus important : ils ne sont plus nettement séparés comme dans le pétiole : dans l'intervalle des quatre groupes se trouvent des faisceaux libéro-ligneux foliaires ; ils sont faciles à reconnaître à leur zone cambiale très active ; plus bas on voit quelques trachées à développement centripète se montrer extérieurement au contact de la masse ligneuse provenant des faisceaux médians cotylédonnaires, ce sont les premières traces du protoxylème de la racine ; à ce niveau, les faisceaux latéraux sont réduits à une ou deux trachées. Il n'en est pas de même des faisceaux libéro-ligneux foliaires qui sont encore bien développés (fig. 14, pl. IV).

La structure de la racine est réalisée par rapprochement des deux faisceaux de protoxylème au centre, disparition des cotylédonnaires médians et latéraux et formation de métaxylème (fig. 14. pl. IV) selon le cas général.

On voit nettement ici que le métaxylème ne peut être envisagé comme le résultat de l'accroissement terminal des faisceaux cotylédonnaires, la nature des vaisseaux est bien différente ; les foliaires se réunissent bientôt entre eux par une zone cambiale qui se continue directement avec celle qui s'est formée à la partie externe du métaxylème.

Les choses se passent de la même façon chez les autres Composées, avec des modifications secondaires qui sont dues soit à l'âge différent des plantules examinées, soit à l'accroissement intercalaire, soit enfin au nombre des foliaires et à leurs anastomoses ; le périphragme des faisceaux se termine dans le liber

à la manière ordinaire, mais sa structure offre les variations qui ont été attribuées au péricycle de la tige.

On sera certainement surpris d'un résultat aussi simple en le comparant à ceux qui ont été exposés par M. Vuillemin.

M. Vuillemin distingue dans les Composées trois cas pour le raccord des systèmes radicaux et caulinaires et il donne trois diagrammes.

Voici d'ailleurs comment il explique le premier cas :

« *Sylibum Marianum.* — Dans cette plante la trace de la tige plonge dans la tigelle et se réduit à deux groupes libéro-ligneux comme les faisceaux gemmaires qui pénètrent dans la tige-mère pour se raccorder avec les faisceaux de celle-ci. Mais la tigelle est dépourvue de faisceaux caulinaires capables de leur donner insertion. Aussi les voyons-nous s'éteindre en pointe dans le sinus étroit formé par l'écartement des faisceaux radicaux s'inclinant vers les cotylédons. Tout près de leur base et alors qu'ils sont à l'état de trace gemmaire dans la tigelle, les faisceaux de la tige émettent chacun un premier faisceau foliaire qui, en se bifurquant, fournira les nervures foliaires (latérales) des cotylédons.

La pénétration des faisceaux de la tige détermine l'élargissement de la moelle, l'étirement de chaque faisceau ligneux dont les vaisseaux se divisent en deux masses qui viennent s'opposer respectivement aux demi-faisceaux libériens disloqués par l'interposition des faisceaux caulinaires.

Les faisceaux radicaux se trouvent ainsi disposés en deux groupes séparés par les faisceaux caulinaires. Chacun se compose : 1° d'un faisceau ligneux dont les vaisseaux forment deux masses réunies par du parenchyme ligneux comblant l'espace triquètre qui les sépare du péricycle ; 2° de deux demi-faisceaux libériens qui restent adossés au péricycle, et dont chacun semble constituer, avec la masse vasculaire correspondante, un faisceau conjugué, sans que toutefois ce faisceau ait pris l'orientation radiale. Cette disposition se conserve jusqu'au départ des cotylédons. Les deux moitiés du système radical sont entraînées dans les nervures médianes. Les nervures latérales, issues des traces gem-

maires de la tige, ont pénétré un peu plus bas. Les anastomoses entre les nervures radicales et caulinaires dans le limbe cotylédonnaire établissent le seul raccord entre le système conducteur de la tige et celui de la racine (1) ».

Dans le second cas, M. Vuillemin signale entre les faisceaux radicaux quelques trachées primitives.

Ceux des lecteurs qui auront bien voulu nous suivre jusqu'ici comprendront sans peine que les deux « faisceaux ligneux de la racine » qui pénètrent par le haut dans les cotylédons ne sont autres que les *faisceaux cotylédonnaires médians ;* les *trachées primitives* que l'on trouve parfois entre ces faisceaux sont les premières traces du *protoxylème* de la racine qui n'acquiert sa structure que plus bas ; enfin, on a vu ce que deviennent les faisceaux latéraux cotylédonnaires ; ils ne peuvent être envisagés comme une ramification des foliaires et l'expression de « circulation fœtale » dans le sens que lui attribue M. Vuillemin (2) n'a pas lieu d'exister.

En s'aidant de ces faits, il sera possible de rectifier un grand nombre de points particuliers lorsqu'on voudra faire une étude détaillée du passage de la tige à la racine dans les Composées ; il nous suffisait de montrer ici que cette famille est soumise, contrairement à ce qui paraissait établi, aux règles générales.

B. La racine possède quatre faisceaux

Les cotylédons sont palminerviés ordinairement assez larges, parfois découpés en deux lobes : on trouve généralement une nervure médiane et deux nervures latérales, ces dernières distribuent des ramifications au bord du limbe : il ne peut y avoir, nous le répétons, rien d'absolu dans cette classification et les Composées ont fourni, ainsi que les Renonculacées, le passage de l'un à l'autre type. Dans celui que nous examinons, les nervures latérales acquièrent fréquemment l'importance de la nervure médiane et elles restent distinctes dans le pétiole ; parfois ce-

(1) Vuillemin, *loc. cit.*, pag. 182-184.
(2) Vuillemin, *loc. cit.*, page 185.

pendant, elles contractent de rapides anastomoses ; au point de vue général, ces anastomoses n'ont qu'une bien faible valeur. Il faut dégager avec soin de l'ensemble des résultats ce fait : la nervure médiane se comporte comme dans le cas de la nervation penninerve ; le faisceau qui la constitue va se fendre par le milieu en deux masses libéro-ligneuses qui vont dans la tigelle donner insertion au faisceau de protoxylème de la racine ; si elle était seule, on aurait donc une racine binaire ; mais les faisceaux libéro-ligneux qui constituent les nervures latérales de chaque cotylédon se rapprochent dans la tigelle à 90° des précédents, se comportent comme les deux moitiés du faisceau médian et donnent insertion à un faisceau de la racine.

Les Convolvulacées fournissent un sujet d'étude favorable : nous prendrons un exemple dans cette famille :

1° Quamoclit coccinea

(Fig. 8, Pl. IV, ; 1, 6, 7, 8, 12, Pl. V)

La jeune plantule possède deux cotylédons larges, fendus en deux lobes (figure 8, pl. IV) ; leur pétiole est long et la tigelle, comme dans le *Succovia*, paraît être le résultat de l'union des deux pétioles ; entre eux, se trouve le premier entre-nœud très court ; il montre une feuille déjà assez développée. La trace de ce premier entre-nœud plonge dans la tigelle ; elle sépare d'un large sillon les deux pétioles des cotylédons : ce sillon va en diminuant de largeur vers le bas de la tigelle jusqu'au moment où la section transversale devient nettement circulaire.

Si l'on examine une section des pétioles au moment où ils vont devenir concrescents, on voit que chacun d'eux renferme quatre faisceaux libéro-ligneux disposés sur une demi-circonférence parallèle à la surface du pétiole : on chercherait en vain dans chacun de ces faisceaux une disposition radiale des éléments vasculaires ; dans l'*Atriplex*, alors qu'on avait affaire à de gros faisceaux libéro-ligneux, nous avons vu qu'il y avait une légère déviation intérieure des vaisseaux occupant la pointe ; cette déviation doit être attribuée à l'influence du raccord du protoxylème

de la racine. Il ne faut pas oublier, en effet, que dans l'embryon, la racine se produit tout près des cotylédons, et que ses premiers vaisseaux se montrent dans l'intervalle très réduit alors des faisceaux cotylédonnaires ; chaque faisceau cotylédonnaire est ainsi immobilisé, arrive à tourner sa pointe, ses premières trachées, du côté où il donnera insertion aux premiers vaisseaux de la racine.

Dans le *Quamoclit coccinea*, chaque masse vasculaire ne comprend que trois ou quatre éléments qui paraissent disposés sans ordre, mais qui en réalité se conforment à la règle générale : plus haut dans le pétiole, l'influence de la racine ne se fait plus sentir et les éléments vasculaires, réunis alors en deux groupes, sont disposés radialement (fig. 6, pl. V).

Les quatre faisceaux libéro-ligneux cotylédonnaires sont réunis par un arc continu *d'endoderme ;* cet endoderme est amylifère ; ses cellules sont de grande dimension : les îlots grillagés sont nombreux ; ceux qui sont placés en face du bois sont séparés de l'endoderme par une assise de petites cellules périphragmatiques ; ceux qui occupent les intervalles confinent généralement à l'endoderme ; enfin on trouve quelques îlots grillagés à la partie interne ; ils constituent le liber interne que l'on va retrouver dans la tigelle. L'endoderme disparaît à l'extrémité de chaque arc. On voit que la réunion des deux pétioles constitue une tigelle, ayant un parenchyme cortical qui continue directement celui des cotylédons et un cylindre central ayant quatre faisceaux libéro-ligneux cotylédonnaires avec liber interne. Mais, de très bonne heure, les faisceaux du premier entre-nœud plongent dans la tigelle et constituent dans les intervalles cotylédonnaires un arc qui se raccorde avec les précédents : une zone cambiale les réunit aux faisceaux cotylédonnaires ; extérieurement à cette zone cambiale se trouvent de nombreux îlots grillagés. Il est bon de remarquer que l'endoderme qui correspond aux cotylédons et celui qui provient du premier entre-nœud, ne sont point au même état de développement ; ce dernier n'est pas différencié ; ce n'est qu'un peu plus

tard que les cellules qui vont le former prendront leur position définitive et acquiéront leur taille normale.

A la partie interne du cambium, avant la production du bois, on trouve une grande quantité d'ilots grillagés constituant le liber interne des faisceaux foliaires.

En descendant dans la tigelle, ces formations du premier entre-nœud s'amincissent en pointe, finissent par disparaître ; les faisceaux cotylédonnaires sont alors disposés en quatre groupes équidistants ; ceux qui sont dans le plan vertical médian des cotylédons sont les traces de deux faisceaux médians des cotylédons ; ceux qui correspondent à l'intervalle des cotylédons proviennent des faisceaux latéraux ; une zone cambiale continue les réunit ; mais les îlots grillagés du liber interne n'existent plus qu'à la partie interne des faisceaux cotylédonnaires ; quant au liber externe primaire, il est disséminé sur toute la surface de la zone cambiale. Si l'on continue à descendre, on voit que ce liber externe disparait peu à peu ; il en est de même du liber interne ; à ce moment, au milieu des deux faisceaux cotylédonnaires qui, comme on le sait, se regardent par leur pointe, se montrent les premières trachées de protoxylème ; elles forment bientôt le pied du T ; chaque branche du T se compose d'un faisceau libéro-ligneux qui fait suite à un faisceau cotylédonnaire ; c'est bien le protoxylème de M. Van Tieghem ; une considération importante nous permet de marquer ici la limite approximative à laquelle les faisceaux cotylédonnaires se raccordent par leur pointe avec le protoxylème et par leurs vaisseaux plus âgés avec le métaxylème, c'est l'endroit où disparaissent les îlots grillagés du liber interne.

Ainsi donc, on a à ce niveau quatre faisceaux ligneux de protoxylème à développement centripète et huit faisceaux libéro-ligneux de métaxylème (fig. 8, pl. V, et fig. 1).

On arrive à la structure normale de la racine par un rapprochement des quatre T au centre, ce qui amène la disparition de la moelle (fig. 1, c, pl. V).

2° Acer campestre

(Fig. 10, pl. IV; fig. 2 et 9, pl. V)

Cette espèce a déjà été étudiée par M. Gérard (1); il est nécessaire cependant de revenir sur cet exemple, afin de montrer comment on peut le ramener à une simple modification du cas général.

Le limbe des cotylédons possède trois nervures parallèles principales, une médiane et deux latérales ayant à peu près la même importance (fig. 10, pl. IV); en se rapprochant de l'axe hypocotylé, le faisceau de la nervure médiane se divise en deux moitiés qui s'écartent et vont s'unir au faisceau des nervures latérales ; il se forme ainsi dans le pétiole deux groupes libéro-ligneux qui reçoivent encore un faisceau de moindre importance venant des bords du limbe. Dans le *Quamoclit coccinea*, il y avait également deux groupes libéro-ligneux résultant de l'union des médians et des latéraux ; mais les faisceaux reprenaient leur individualité à la base du pétiole, en passant dans la tigelle. Dans l'*Acer*, l'anastomose persiste dans l'axe hypocotylé, et une coupe de cet organe montre quatre groupes libéro-ligneux séparés par quatre rayons médullaires ; ils sont recouverts par une assise endodermique amylifère très facile à reconnaître ; cette endoderme s'incurve vers l'intérieur entre chaque groupe. Chacun de ces derniers résulte, comme on l'a vu, d'une anastomose entre un faisceau médian et un faisceau latéral ; ils sont remarquables par le grand développement du liber qui déborde le bois de chaque côté. Ce liber présente deux régions : l'une, au contact de l'assise génératrice qui, à ce moment, n'a encore produit que quelques cloisons, est caractérisée par le grand nombre des îlots grillagés; les cellules annexes y sont nombreuses ; la seconde s'étend entre ces îlots grillagés et l'endoderme : c'est le périphragme (*e* fig. 9., pl. V). La bande formée par les îlots grillagés s'étend jusqu'aux deux extrémités, sans changement appréciable de lar-

(1) Gérard. *loc. cit.*, p. 65-67.

geur, et se termine au contact du conjonctif des rayons médullaires ; le périphragme a la forme d'un croissant ; sa plus grande largeur se trouve au milieu du faisceau ; à cet endroit, les cellules sont larges, polyédriques. A mesure que l'on approche des rayons médullaires, on voit que le nombre et la largeur des cellules du périphragme diminuent ; des laticifères à large ouverture se trouvent dispersés dans les deux régions.

L'anastomose des faisceaux ne cesse qu'assez bas dans la tigelle ; chaque groupe se divise en deux ; il en résulte huit faisceaux libéro-ligneux qui correspondent exactement à ceux que nous avons rencontrés dans le *Quamoclit coccinea*. L'insertion du système conducteur de la racine va se faire exactement de la même manière, il y a formation de 4 V dont la pointe constitue la première apparition du faisceau ligneux de la racine, alors que les branches représentent les huit traces cotylédonnaires ou le métaxylème qui leur fait suite. La disparition des laticifères permet de marquer approximativement la terminaison inférieure des traces cotylédonnaires.

Entre chaque V, sous l'endoderme, se trouvent deux faisceaux libériens qui se continuent sans transition par le faisceau propre de la racine, après avoir perdu leur région périphragmatique ; en même temps apparaît le péricycle qui sépare de l'endoderme bois et liber.

Les faisceaux, comme on le sait, ne se rapprochent point au centre ; la moelle est large et continue directement celle de la tigelle.

En résumé, on voit que le seul fait important à noter, c'est l'anastomose des faisceaux cotylédonnaires médians et latéraux qui persiste dans l'axe hypocotylé. Les fig. 1 et 2, pl. V, permettront de se rendre compte facilement du mode général, d'après lequel sont orientés les faisceaux de la racine.

3° Scorpiurus sub-villosa

(Fig. 4 et 10, pl. V)

Dans la graine mûre, l'embryon est replié sur lui-même ; il ne reste plus que quelques débris des cellules qui renfermaient l'albumen ; à ce moment, la radicule est bien développée, les deux cotylédons ont la forme des aiguilles de pin ; aussi est-il impossible de reconnaître, à simple inspection, le mode de nervation ; mais, en faisant quelques coupes à la base du limbe, on trouve trois nervures, une médiane et deux latérales ; le faisceau de la nervure médiane se divise par le milieu en deux parties qui contractent une rapide anastomose avec les latéraux avant de pénétrer dans la tigelle (fig. 4 et 10, pl. V). Immédiatement au-dessous des cotylédons, les deux faisceaux médians donnent insertion à un faisceau de la racine ; les faisceaux latéraux se portent l'un vers l'autre et donnent également insertion à un faisceau ligneux de la racine. On peut reconnaître cette disposition alors que les faisceaux de la tige et de la racine ne font que quitter le stade procambial.

Il est facile de voir d'après cela qu'une coupe de la tigelle, faite au-dessous des cotylédons, doit présenter huit faisceaux libéro-ligneux, disposés en quatre groupes, comme dans la fig. 8, pl. V ; c'est bien, en effet, ce qui a lieu ; mais cette disposition ne dure pas longtemps. On ne trouve bientôt plus, entre chaque groupe, qu'un faisceau libérien provenant de la réunion des deux libers, appartenant l'un à une trace cotylédonnaire médiane, l'autre à une trace cotylédonnaire latérale ; ce faisceau se continue directement avec celui de la racine.

La structure normale de la racine se trouve réalisée par disparition graduelle des traces cotylédonnaires, développement du protoxylème dans les quatre lames qui finissent par se rejoindre au centre, en formant une étoile à quatre branches ; à ce niveau correspond la disparition de l'épiderme, accompagnée par une brusque diminution du diamètre ; dans cette espèce, le

parenchyme cortical de la tigelle et celui de la racine ont une grande épaisseur.

Il se produit dans les quatre faisceaux libériens de la racine une sclérification qui se continue jusqu'à la base des cotylédons, alors que le liber appartient sans conteste aux traces cotylédonnaires. M. Van Tieghem a signalé depuis longtemps l'existence de ces fibres chez un assez grand nombre de Légumineuses (1). Elles vont nous fournir l'occasion d'une remarque importante : le liber ne peut être, dans les faisceaux cotylédonnaires du *Scorpiurus*, séparé en deux régions, comme nous l'avons fait précédemment ; il est formé par des cellules à parois épaisses, à reflets nacrés ; *il s'étend jusqu'à l'endoderme ;* dans la racine, le liber est séparé de l'endoderme par une rangée de celulles appartenant au péricycle. La sclérification qui a lieu ultérieurement rend la chose fort nette : à la partie supérieure de l'axe hypocotylé, l'îlot de fibres libériennes confine à l'endoderme; dans la racine, il en est séparé par quelques petites cellules libériennes et par le péricycle ; cette dernière assise ne se continue donc pas dans la tige.

En résumé, dans le *Scorpiurus sub-villosa*, l'anastomose des faisceaux médians et des faisceaux latéraux est très courte et la racine s'insère très près des cotylédons, contrairement à ce qui avait lieu dans l'*Acer campestre*.

4° Fagopyrum esculentum

(Fig. 5, pl. V)

Cet exemple va nous arrêter un instant, par suite de la présence d'une gaine cotylédonnaire bien caractérisée.

Le *Fagopyrum esculentum* possède des cotylédons foliacés ; ils ont une nervure médiane et deux nervures latérales, ce qui indique quatre faisceaux à la racine. Les pétioles ont quatre faisceaux, la nervure médiane s'étant divisée en deux par le milieu.

(1) Ph. Van Tieghem. Mémoire sur la racine. (Annales des Scien. nat., 5e série, XIII, 1871.)

A l'endroit où les pétioles s'unissent pour former la gaine cotylédonnaire, les faisceaux latéraux s'anastomosent d'un côté à l'autre à 90° des médians, qui restent séparés. Plus bas, la gaine devient concrescente avec le premier entre-nœud et les quatre groupes libéro-ligneux se portent horizontalement et se placent sur une même circonférence avec les foliaires. On a donc huit traces cotylédonnaires, rapprochées deux par deux ; elles vont donner plus bas insertion au système conducteur de la racine, selon le mode général. Il est bon de remarquer que dans chacun des quatre groupes, les traces cotylédonnaires font toujours entre elles un angle plus ou moins ouvert.

Dans chacun des intervalles descendent deux foliaires qui viennent s'appuyer de chaque côté sur les faisceaux des cotylédons (fig. 5, pl. V), comme dans l'*Ocimum* ; en face de ces derniers existe dans l'axe hypocotylé un îlot de parenchyme qui confine à l'endoderme et se trouve généralement entouré, à la partie interne et sur les côtés, par du liber grillagé ; il se sclérifie plus tard de bas en haut en donnant un paquet de fibres libériennes ; on a reconnu le *périphragme*. La zone génératrice des faisceaux s'étend dans les rayons médullaires qui sont très larges ; les premiers cloisonnements se montrent dans les cellules qui confinent à l'endoderme ; elle fonctionne activement en produisant à sa partie interne un anneau continu de fibres, et à sa partie externe, du liber stratifié.

Un examen rapide des principales familles qui présentent le type quatre dans leur racine principale, nous permet de faire les observations générales qui suivent :

1° Convolvulacées. — Dans tous les genres étudiés (*Convolvulus*, *Ipomœa*, *Quamoclit*, *Calystegia*, *Pharbitis*), l'union de la tige à la racine se fait comme dans le *Quamoclit coccinea* qui a été décrit précédemment ; il y a un liber interne qui accompagne les traces cotylédonnaires jusqu'à leur extrémité inférieure dans l'axe hypocotylé ; l'anastomose des faisceaux médians et des faisceaux latéraux se fait vers le bas du pétiole et elle dure peu.

2° Légumineuses. — Dans cette famille, plusieurs genres ont

une racine à quatre faisceaux. On a vu que dans le *Scorpiurus sub-villosa*, les huit traces cotylédonnaires donnaient insertion aux faisceaux ligneux de la racine, tout près des cotylédons ; la tigelle était fort courte ; il n'en est pas toujours de même : ainsi, dans les *Ceratonia siliqua*, *Abrus precatorius*, la tigelle est longue et les huit traces cotylédonnaires restent longtemps distinctes ; tout se passe comme dans le *Scorpiurus*, seulement le raccord ici se fait suivant une plus grande longueur.

3° Cucurbitacées. — Dans les Cucurbitacées, le pétiole des cotylédons possède trois faisceaux ; mais à la base de cet organe, on voit le faisceau médian se diviser en deux moitiés qui s'anastomosent immédiatement avec les faisceaux latéraux en passant dans la tigelle. L'axe hypocotylé a donc quatre groupes libéro-ligneux ayant la même valeur que ceux de l'*Acer campestre ;* l'insertion de la racine se fait comme dans cette dernière espèce, mais elle a lieu si brusquement que son étude est très difficile (fig. 3, pl. V). Il est commode, pour s'orienter, de suivre les faisceaux libériens qui se continuent directement de l'un dans l'autre organe. Le raccord de la tige et de la racine s'opère au-dessous du talon.

Chaque faisceau cotylédonnaire emporte dans l'axe hypocotylé un arc d'endoderme ; les rayons médullaires sont très larges, et il ne semble pas qu'au début du moins ces arcs se rejoignent. La structure de l'axe hypocotylé se trouve modifiée plus tard par les faisceaux foliaires qui descendent dans l'intervalle des cotylédons.

4° Malvacées. — Les faisceaux, dans le pétiole, ont une zone génératrice qui fonctionne activement ; aussi, dans les germinations avancées, peuvent-ils se trouver réunis en deux ou même en un seul arc. Il sera toujours possible, en suivant le développement, de voir que la nervure médiane du limbe se comporte à la manière ordinaire, se divise en deux moitiés qui viennent s'anastomoser plus ou moins longuement avec les faisceaux latéraux. Sur de jeunes germinations, on pourra constater que ces faisceaux pénètrent séparément dans la tigelle ; il y a huit traces

cotylédonnaires donnant insertion aux quatre faisceaux ligneux de la racine. Il se produit bientôt des complications dans la structure de l'axe hypocotylé : les traces foliaires et les traces cotylédonnaires se trouvent réunies par leur zone génératrice : on a un anneau ligneux recouvert par la zone génératrice, le liber secondaire et le liber primaire ; la partie externe de ce dernier touche à l'endoderme et est composée de fibres libériennes disposées en petits groupes ; ceux qui correspondent aux traces cotylédonnaires sont les plus âgés. Ces fibres se continuent dans la racine, se comportant ainsi comme celles des Légumineuses (1).

On trouve encore des racines principales à 4 faisceaux dans plusieurs autres familles ; leur étude trouvera place dans le travail définitif.

Cas secondaire. — Le pétiole renferme plus de quatre faisceaux

Dans le *Xanthium macrocarpum*, l'union de la gaine cotylédonnaire avec le parenchyme cortical a lieu presque immédiatement; mais les faisceaux ne rentrent que beaucoup plus bas dans le cercle des foliaires.

On aura une idée très exacte du nombre et de la disposition des faisceaux cotylédonnaires en ajoutant à l'exemple fourni par le *Fagopyrum* quatre petits faisceaux ; ils sont placés : un de chaque côté des faisceaux médians et un de chaque côté des faisceaux latéraux.

Il est facile de voir, en comparant les figures 14, pl. IV et 11, pl. V, que le système conducteur d'un *Xanthium* est un système ordinaire de Composée double.

Ce résultat mérite de fixer l'attention. Dans la généralité des

(1) La présence de ces fibres libériennes a été signalée tout récemment chez les Malvacées : Ph. Van Tieghem. Sur les fibres libériennes primaires de la racine des Malvacées. (Annal. des scienc. nat. 7e série. Bot. Tome VII). En montrant que ces fibres se continuent dans les faisceaux cotylédonnaires au *contact de l'endoderme*, nous avons donné une preuve irréfutable qu'elles appartiennent dans la tige au faisceau, et justifié ainsi l'abandon du terme *fibres péricycliques* assez généralement employé.

Composées, en effet, la racine est binaire et le raccord de cet organe avec la tige a lieu suivant un plan général. Au premier abord, il semble que le *Xanthium*, avec ses nombreux faisceaux, présente de grandes différences : on serait porté à s'appuyer sur la structure anatomique de ce genre pour le retirer de la famille des Composées. Cependant nous venons de montrer comment, en résumé, la tigelle et les cotylédons de *Xanthium* ne possèdent qu'un système conducteur ordinaire de Composée double.

L'anastomose des faisceaux latéraux persiste assez longtemps dans la tigelle ; lorsqu'elle cesse, l'axe hypocotylé montre huit traces cotylédonnaires disposées en quatre groupes qui vont, comme chez le *Fagopyrum* et les autres exemples étudiés, donner insertion au système conducteur de la racine.

Les faisceaux cotylédonnaires du *Xanthium macrocarpum* sont séparés par de larges rayons médullaires ; ils sont gros : chacun d'eux montre une zone cambiale active et un large liber à cellules très petites ; au dos de chaque faisceau se trouve un canal secréteur.

Dans chacun des quatre groupes, les faisceaux font entre eux un angle à large ouverture ; les droites qui passent par l'axe de ces faisceaux ne se rencontrent point au centre du cylindre central ; cette orientation des traces cotylédonnaires est assez générale ; nous l'attribuons à l'influence des faisceaux ligneux de la racine qui immobilisent ces traces de très bonne heure.

C. La racine possède trois faisceaux

Théoriquement, d'après ce qui précède, chaque pétiole devrait avoir huit faisceaux ; il y aurait dans la tigelle seize traces cotylédonnaires donnant insertion deux par deux aux faisceaux ligneux de la racine ; nous n'avons pas rencontré jusqu'ici un seul exemple réalisant cette disposition. Cependant le mode d'union de la tige à la racine peut, dans les *Citrus*, être rapproché du cas théorique.

1° Citrus Limon

Il est nécessaire de choisir une germination très peu avancée : les cotylédons sont généralement hypogés ; ils ne s'insèrent pas au même niveau sur la tigelle ; assez souvent, dans nos semis, chaque graine possédait deux embryons qui se développaient ensemble. Il n'est pas rare également de voir les cotylédons s'élever au-dessus du sol et s'aplatir en lame verte.

Dans le *Citrus aurantium*, on peut également observer de tels cotylédons ; ils sont inégaux en grosseur (1) et chaque lame conserve une épaisseur notable ; ils persistent très longtemps ; nous avons de jeunes plantes, âgées d'un an, qui possèdent encore leurs cotylédons. Le limbe présente de sept à quatre faisceaux libéro-ligneux suivant les niveaux ; ceux qui occupent les bords du limbe ont une structure normale ; ceux qui occupent le centre ont subi une curieuse modification : le liber entoure complètement le bois ; ce dernier étant formé d'éléments très petits, le mode de développement est masqué et l'on croirait avoir affaire à une stèle. L'épiderme du limbe est formé de cellules très petites ; il recouvre un parenchyme à cellules polyédriques, dont les plus grandes occupent le milieu de la lame ; ces cellules renferment de la chlorophylle ; il n'y a pas de cellules en palissade.

En pénétrant dans la tigelle, les faisceaux cotylédonnaires du citron se réunissent généralement en deux arcs ; chacun d'eux se sépare en deux moitiés dans son trajet descendant ; la séparation commence parfois à la base du pétiole dans l'un des arcs, ce qui produit l'illusion de trois faisceaux. Il se produit donc, dans l'axe hypocotylé, huit traces cotylédonnaires entre chacune desquelles s'insère un faisceau ligneux de la racine. Le niveau de l'insertion correspond au collet et aussi à la disparition dans le parenchyme cortical des glandes à huile. L'interprétation de l'insertion est excessivement difficile ; en effet, une zone généra-

(1) Voir aussi : Ch. Darwin. La Faculté motrice des plantes (Traduction Heckel, Paris, C. Reinwald, 1882, p. 92).

trice produit de très bonne heure du bois et du liber secondaires ; les traces cotylédonnaires vasculaires, d'ailleurs peu distinctes, se trouvent noyées dans l'anneau ligneux secondaire ; il en est de même des traces libériennes qui se trouvent réunies par le liber secondaire et paraissent former une bande continue.

Au-dessous du collet, le fonctionnement de l'assise génératrice diminue pour cesser peu à peu ; il y a bien encore une lignification des cellules externes de la moelle, mais on distingue maintenant très nettement les pointements vasculaires ; plus bas, les huit faisceaux vasculaires se montrent dans toute leur netteté ; ils sont séparés de l'endoderme par un péricycle à une seule assise de cellules et formés par un nombre d'éléments ligneux variable ; la moelle est considérable.

Il résulte de cette description même, que le liber des traces cotylédonnaires est amené par sa position à se continuer directement par le faisceau libérien de la racine.

En résumé, malgré la difficulté indiscutable que présente l'étude de cet exemple, il est possible néanmoins d'arriver à le comprendre ; c'est un cas de Cucurbitacée double (fig. 3, pl. V).

On comprend que le nombre des faisceaux de la racine puisse être inférieur à huit; il suffit qu'il manque dans l'axe hypocotylé une ou plusieurs traces cotylédonnaires.

Un phénomène de réduction analogue nous a été fourni par le *Malva rotundifolia*. Dans les Malvacées, la racine possède ordinairement quatre faisceaux à la racine, et de bonne heure les faisceaux cotylédonnaires médians et latéraux sont réunis en deux groupes à la base du pétiole ; il suffit d'examiner la figure 2, pl. V, qui se rapporte à l'*Acer campestre*, pour comprendre que l'existence d'un faisceau dans la racine est liée à la présence d'un groupe cotylédonnaire libéro-ligneux. La jeune plantule de *Malva rotundifolia* que nous avons examinée en offrait une preuve convaincante ; un seul des pétioles avait la structure normale ; l'autre ne possédait qu'un groupe libéro-ligneux ; il y avait donc seulement six traces cotylédonnaires dans l'axe hypocotylé ne pouvant donner insertion qu'à trois faisceaux ligneux ; c'est en

effet ce qui avait lieu, et dans cette plantule la racine possédait seulement trois faisceaux.

Il y aura lieu d'étudier à nouveau plus tard les *Æsculus*, *Juglans*, *Ricinus ;* nos matériaux d'étude sont actuellement trop incomplets pour que nous puissions formuler, en ce qui les concerne, des conclusions définitives.

IV

Résultats généraux. — Il est bon de voir tout d'abord quelle est la structure primaire de la tige et de la racine chez les Dicotylédones; nous utiliserons nos propres observations quand il y aura lieu.

1° Structure primaire de la tige

Après les premiers cloisonnements du point de végétation, la tige est formée de tissu cellulaire dans lequel les cloisonnements se font dans toutes les directions ; c'est le *méristème primitif*, recouvert sur toute sa surface par l'*épiderme*.

L'épiderme, parfois désigné à ce moment sous le nom de *dermatogène* ne comprend qu'une seule assise de cellules, qui se divisent dans le sens radial.

Le méristème primitif produit : 1° *du tissu conjonctif ;* 2° *des cordons procambiaux*.

Les cordons procambiaux se distinguent du tissu conjonctif par leurs cellules étroites, allongées suivant l'axe ; chacun des cordons procambiaux donne naissance à un faisceau ; le stade procambial est d'ailleurs très variable en durée.

Les faisceaux sont doubles ; le bois et le liber sont superposés ; ce sont des faisceaux libéro-ligneux ; les deux parties sont situées sur un même rayon ; le liber est extérieur au bois ; il peut également exister un liber interne.

De bonne heure, l'assise de tissu conjonctif qui confine à ces faisceaux peut prendre un aspect spécial qui lui a valu le nom d'*endoderme ;* les cellules de l'endoderme sont généralement

amylifères, et leurs membranes présentent parfois des plissements comme dans la racine.

Le plus souvent, chez les Dicotylédones, les faisceaux sont rangés dans la tige suivant une circonférence et l'endoderme s'étend d'un faisceau à l'autre en une assise continue.

On désigne alors sous le nom de *parenchyme cortical* le conjonctif qui s'étend entre l'épiderme et l'endoderme, sous le nom de *rayons médullaires* le conjonctif qui sépare lattéralement les faisceaux et, sous le nom de *moelle*, le conjonctif central. Faisceaux libéro-ligneux et tissu conjonctif sous-endodermique constituent le *cylindre central* ou la *stèle*.

Si les faisceaux sont disséminés sans ordre apparent ou sont largement espacés, l'endoderme existe seulement, plus ou moins différencié, au dos des faisceaux, et le conjonctif n'est plus susceptible de la division précédente.

Dans les faisceaux libéro-ligneux, c'est ordinairement le liber qui se différencie le premier; dans le liber adulte, on distingue en général deux parties : 1° la région des ilots grillagés et des cellules annexes au contract du bois ; 2° entre cette région et l'endoderme, le *périphragme* (1). Le périphragme peut être en entier cellulaire ; parfois, sa partie externe, qui confine à l'endoderme, se différencie en fibres que l'on peut désigner indifféremment sous le nom de *fibres libériennes* ou de *fibres périphragmatiques*. Si l'on cherche à se rendre compte du mode de développement de ces deux régions, on voit que la première formée est celle des ilots grillagés et des cellules annexes au contact de l'endoderme et que le périphragme apparait ultérieurement ; il est produit par un cloisonnement actif des cellules péricambiales qui entourent les ilots grillagés.

Il parait difficile de concilier ces faits avec le développement théorique centripète du liber primaire tel qu'il est admis actuellement.

La distinction du liber primaire en deux régions n'est pas possible dans tous les cas.

(1) La structure de cette région a été bien étudiée par M. L. Morot, loc. cit.

Le bois a un mode de développement plus simple, nettement centrifuge ; les premières trachées apparaissent à la partie interne du cordon procambial très près du conjonctif ; les éléments nouveaux s'ajoutent en dehors des premiers et peuvent s'étendre latéralement.

La zone génératrice qui produit le bois et le liber secondaires, se montre généralement de bonne heure entre le bois et le liber primaire ; elle peut s'étendre d'un faisceau à l'autre par cloisonnement des cellules du conjonctif sous-endodermique.

Les faisceaux libéro-ligneux peuvent être : 1° séparés l'un de l'autre dans toutes leurs parties ; 2° unis seulement par leurs périphragmes ; 3° unis par leur liber tout entier ; 4° rapprochés par leur bois et leur liber en un anneau complet.

Dans les trois derniers cas, le périphragme peut paraître indépendant des faisceaux et, par suite, être considéré mais à tort comme du conjonctif.

Il est possible d'ailleurs que si l'endoderme ne se rejoint pas dès le début d'un faisceau à l'autre, le conjonctif puisse s'intercaler latéralement entre le faisceau et l'arc endodermique, arriver à les séparer, en constituant une région à laquelle devra s'appliquer alors le nom de *péricycle*.

Des modifications peuvent se produire dans la structure de la tige primaire à un même niveau. Il est commode pour les comprendre d'envisager la tige primaire comme le résultat d'une union intime des pétioles ; la naissance d'une nouvelle feuille entraîne, dans l'arc de la tige qui lui est inférieur, l'apparition de nouveau conjonctif et de nouveaux faisceaux libéro-ligneux. En un mot, il y a dans l'axe primaire une union de pétioles à divers états de développement et raccords de parties d'âge différent ; ce fait est surtout remarquable en ce qui concerne les cotylédons et les premières feuilles (1). Le nom de *traces foliaires* est réservé généralement aux faisceaux libéro-ligneux qui des-

(1) L'existence de gaines cotylédonnaires pouvant s'étendre sur tout l'entre-nœud est favorable à cette hypothèse. Sur leur structure, voir P.-A. Dangeard : 1° Sur la gaine foliaire des Salicorniées ; 2° sur l'anatomie des *Salsoleæ* (Bullet. soc. Bot., 2e série, tome X. 1888).

cendent des feuilles ; en réalité, on doit considérer les *traces foliaires conjonctives* et les *traces foliaires libéro-ligneuses*.

2° Structure primaire de la racine

La structure de la racine est tout autre que celle de la tige ; elle n'est plus, comme dans cette dernière, sous la dépendance étroite d'appendices ; il est naturel cependant et commode de l'envisager en se rapprochant autant que possible du mode d'interprétation suivi dans la tige.

Les cloisonnements du point de végétation produisent un *méristème primitif* dans lequel on distingue bientôt un cylindre central séparé du *parenchyme cortical* par l'*endoderme*.

Le parenchyme cortical montre à sa surface une assise de cellules qui se prolongent en poils ; c'est l'*assise pilifère* ; cette assise ne représente pas la partie externe de la racine, qui se trouve exfoliée de bonne heure sous le nom de *coiffe* ; chez les Dicotylédones, même, c'est l'assise interne de la coiffe qui reste adhérente à la racine et produit l'*assise pilifère* (1).

Le cylindre central renferme des *faisceaux* disposés suivant une circonférence ; on donne le nom de *péricycle* (Van Tieghem), à l'assise conjonctive qui les sépare de l'endoderme ; le nom de *rayons médullaires* au conjonctif qui les sépare latéralement et le nom de *moelle* au conjonctif central s'il en existe.

Les faisceaux sont simples ; les faisceaux libériens alternent avec les faisceaux vasculaires ; la différenciation s'y produit suivant le rayon à partir de l'extérieur ; elle est centripète. Dans les faisceaux vasculaires, cette différenciation atteint fréquemment le centre ; dans ce cas, la moelle manque.

On trouve assez fréquemment sous les faisceaux libériens une formation tardive de vaisseaux qui servent d'amorce aux formations secondaires ; c'est le *métaxylème* de M. Van Tieghem ; ces vaisseaux paraissent dans la racine principale en relation de

(1) On consultera avec grand fruit à ce sujet le travail important de M. Flahaut : « Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames » (Annal. d. sc. nat. 6e série, Bot. T. 6).

continuité avec les traces cotylédonnaires et même parfois avec les traces foliaires (1).

3° Mode d'union de la tige et de la racine

Le système conducteur est le plus important ; c'est lui qui va nous occuper tout d'abord :

1° *La racine a deux faisceaux*

Les cotylédons sont penninerviés. La nervure médiane se divise, à la base du pétiole, en deux faisceaux qui font entre eux un angle variable en passant dans l'axe hypocotylé. Le faisceau ligneux de la racine s'insère entre ces deux traces cotylédonnaires.

Il y a donc, dans l'axe hypocotylé, quatre traces cotylédonnaires en deux groupes dont chacun donne insertion à un faisceau ligneux. La racine a deux faisceaux.

C'est le cas le plus fréquent dans les Dicotylédones.

Cas secondaire. — Le pétiole renferme une nervure médiane et deux nervures latérales ; ces dernières ne servent pas à l'insertion (Composées, quelques Renonculacées).

2° *La racine a quatre faisceaux*

Les cotylédons sont palminerviés. On distingue une nervure médiane et deux nervures latérales.

(1) La structure de la racine est quelquefois interprétée d'une manière différente ; cette interprétation fait partie d'une théorie fort ingénieuse due à M. Bertrand : Théorie du faisceau (Bulletin scient. du département du Nord, 2e série, 3e année, 1880). M. Bertrand s'appuie, pour caractériser les faisceaux, sur l'ordre de différenciation des éléments ; malheureusement cette base est encore peu solide et n'a qu'une valeur relative ; on l'a bien vu en ce qui concerne le liber de la tige. Elle conduit à des résultats et à des conclusions trop en désaccord avec la morphologie pour avoir chance d'être acceptée : l'existence du liber interne n'y reçoit qu'une explication notoirement insuffisante ; elle est d'ailleurs accompagnée d'une notation compliquée qui lui est sans doute indispensable. Ce sont les raisons qui nous ont engagé à négliger cette théorie dans l'explication du mode d'union de la tige à la racine ; il est évident cependant que cet essai pourrait être tenté en utilisant les résultats contenus dans ce travail.

Les nervures médianes fournissent encore quatre traces cotylédonnaires en deux groupes.

Les nervures latérales fournissent également quatre traces cotylédonnaires en deux groupes.

Il y a donc dans l'axe hypocotylé huit traces cotylédonnaires en quatre groupes, dont chacun donne insertion à un faisceau de racine.

Cette disposition si simple est souvent masquée par une anastomose entre faisceaux médians et faisceaux latéraux, anastomose qui peut persister assez loin dans l'axe hypocotylé, comme on l'a vu pour l'*Acer campestre*, les Cucurbitacées, etc.

Cas secondaire. — On distingue une nervure médiane, deux nervures latérales, et quatre petites nervures ; ces dernières ne servent pas à l'insertion (*Xanthium*) ; c'est le type ordinaire des Composées qui se trouve doublé.

3° *La racine a huit faisceaux*

L'axe hypocotylé, d'après ce qui précède, devrait avoir seize traces cotylédonnaires en huit groupes ; cette disposition théorique n'a pas été rencontrée ; on peut cependant comparer l'exemple fourni par le citron à un type de Cucurbitacée double.

Le nombre des faisceaux de la racine est généralement, comme il vient d'être dit, de deux, quatre ou huit, mais il peut y avoir une réduction. Un groupe de traces cotylédonnaires vient-il à manquer, le faisceau qui y correspond dans la racine manque également. Nous avons vu, en particulier, le *Malva rotundifolia* ne posséder pour cette raison que trois faisceaux dans sa racine.

Parfois, à un niveau donné, les traces libériennes dans l'axe hypocotylé sont de moitié moins nombreuses que les traces vasculaires ; le fait n'a aucune importance ; il a pour cause l'ouverture d'angle que font entre eux les faisceaux dans chaque groupe. Si les groupes sont rapprochés, si l'angle est très ouvert, les deux traces libériennes se confondent dans l'intervalle des groupes. Cette disposition finit toujours par se réaliser vers le collet, et le faisceau libérien qui en provient se continue directement avec celui de la racine.

On a vu que la racine était dépourvue d'un épiderme analogue à celui de la tige. L'expression *collet* désigne le niveau où se termine l'épiderme de la tigelle, où commence l'assise pilifère ; c'est assez généralement vers cette limite que se produit le raccord du système conducteur.

Le tissu conjonctif se continue dans la tige et la racine ; il a dans ces deux organes des caractères presque identiques qui ne permettent pas de préciser la limite du raccord. Exception doit être faite cependant en ce qui concerne le péricycle de la racine qui est intercalé entre les faisceaux et l'endoderme ; dans les Légumineuses par exemple, les fibres libériennes des traces cotylédonnaires confinent à l'endoderme ; elles se continuent dans le faisceau libérien de la racine, mais se trouvent séparées alors de l'endoderme par le péricycle. Si le périphragme est cellulaire, il sera presque impossible de marquer le niveau où se montre le péricycle.

L'endoderme de la racine fait suite à l'endoderme de la tige. Dans son intéressant travail sur les Composées (1), M. Vuillemin a décrit et figuré la superposition des deux endodermes à un même niveau. Cette observation mérite d'être confirmée.

En terminant, il est utile de mettre en évidence les conclusions principales de ces recherches :

1° Le péricycle de la tige, tel qu'il est généralement compris actuellement, n'est qu'une région libérienne du faisceau, à laquelle on peut appliquer le nom de *périphragme ;*

2° La structure de la racine est sous la dépendance du mode de nervation des cotylédons ; la tige et la racine sont deux organes de nature bien différente qui se raccordent région à région ;

3° L'insertion du système conducteur de la racine sur les traces cotylédonnaires se fait suivant un mode général exposé précédemment. Il en résulte une orientation fixe de la racine. Le plan

(1) Loc. cit.

médian vertical des cotylédons passe par un faisceau ligneux de la racine (1).

Ainsi compris, le mode d'union de la tige à la racine correspond assez exactement aux familles naturelles.

(1) Lorsque nous avons énoncé cette règle, en octobre 1888, nous ne connaissions aucune exception. MM. Van Tieghem et H. Douliot ont publié, en novembre 1888, un grand travail (Recherches sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires, Ann. des sc. natur. VII sér. T. VIII); nous y trouvons une description du *Calycanthus* et du *Chimonanthus*, d'après laquelle ces genres font exception à la règle générale.

EXPLICATION DES PLANCHES

Le plan médian vertical des cotylédons est indiqué sur les sections transversales par une ligne en pointillé; les faisceaux ligneux de la racine sont également représentés par une ligne en pointillé dans les figures qui indiquent la course des faisceaux; on voit qu'ils sont toujours insérés entre deux traces cotylédonnaires.

PLANCHE IV

Le mode de nervation des cotylédons indique une racine binaire: *Anthriscus cerefolium*, fig. 1; *Berteroa incana*, fig. 2; *Ocimum basilicum*, fig. 3; *Succovia balearica*, fig. 4. Cas secondaire: *Catananche lutea*, fig. 5; *Eranthis hyemalis*, fig. 6.

Le mode de nervation des cotylédons indique une racine à quatre faisceaux: *Impatiens noli-tangere*, fig. 7; *Quamoclit coccinea*, fig. 8; *Hibiscus Trionum*, fig. 9; *Acer*, fig. 10.

Succovia balearica

Fig. 20. Jeune plantule. Fig. 11. Mode de raccord du système vasculaire; course longitudinale des faisceaux dans l'axe hypocotylé. Les fig. 16, 17, 18, 19, indiquent leur disposition en section transversale dans la tigelle et la racine.

Ocimum basilicum

Fig. 12. Cette figure indique le mode d'anastomose des faisceaux foliaires sur les traces cotylédonnaires et le mode d'insertion des faisceaux de la racine sur ces dernières; une section horizontale faite en *a* est représentée fig. 21; une section horizontale faite en *b* est représentée fig. 22.

Catananche lutea

Fig. 23. Section au niveau de la gaine cotylédonnaire. Fig. 14. La course des faisceaux.

Atriplex hortensis

Fig. 24, 25, 26, 27. Sections faites à différents niveaux en partant des

cotylédons ; on y voit la marche suivie par les faisceaux foliaires et les traces cotylédonnaires.

Eranthis hyemalis

Fig. 15. Course des faisceaux dans la gaine cotylédonnaire.

Cleome alliodora

Fig. 13. Raccord des systèmes vaculaires de la tige et de la racine.

PLANCHE V

Quamoclit coccinea

Fig. 12. Jeune plantule. Fig. 6, 7, 8. Sections horizontales faites à différents niveaux. Fig. 1. Course longitudinale des faisceaux et mode d'insertion des faisceaux ligneux de la racine sur les traces cotylédonnaires.

Acer campestre

Fig. 2. Les huit traces cotylédonnaires sont anastomosées deux à deux à la partie supérieure de la tigelle. Fig. 9. Section horizontale montrant les quatre groupes libéro-ligneux.

Scorpiurus sub-villosa

Fig. 4. Course longitudinale des faisceaux. Fig. 10. Section horizontale à la base des deux pétioles.

Ocimum basilicum

Fig. 14. Faisceau libéro-ligneux provenant de l'anastomose d'une trace cotylédonnaire et d'une trace foliaire; le périphragme le plus large est celui de la trace cotylédonnaire *c*.

Atriplex hortensis

Fig. 13. Faisceau foliaire : B bois, *l* îlots grillagés, *c* fibres ligneuses, *f* fibres libériennes au contact de l'endoderme. Outre la zone génératrice normale qui se forme entre le bois et le liber primaires, il y en a une seconde dans le périphragme.

Fig. 3. Course longitudinale des traces cotylédonnaires et insertion des faisceaux ligneux de la racine dans les Cucurbitacées.

Fig. 5. Id. dans le *Fagopyrum esculentum*, les faisceaux foliaires sont ombrés.

Fig. 11. Id. dans le *Xanthium macrocarpum*.

MÉMOIRE

SUR LES ALGUES

Par M. P.-A. DANGEARD

Ce mémoire comprend deux parties.

La première partie contient une introduction à l'étude des algues ; on y trouve signalée pour la première fois la présence d'une algue verte parasite chez un Flagellé.

La seconde partie, de beaucoup la plus importante, traite successivement des familles suivantes :

I. — *Polyblepharideæ.*
II. — *Chlamydomonadineæ.*
III. — *Volvocineæ.*
IV. — *Tetrasporeæ.*
V. — *Pleurococcaceæ.*
VI. — *Hydrocytieæ.*

PREMIÈRE PARTIE

L'étude des Flagellés ne devrait, il semble, intéresser que les zoologistes ; en réalité, il n'en est pas ainsi. Une connaissance au moins sommaire de ces êtres est utile, lorsqu'on veut se rendre compte des affinités des familles végétales inférieures ; elle est nécessaire, si l'on veut donner à la série végétale toute son extension.

Si l'on consulte, par exemple, la classification suivie dans l'ouvrage si important de M. Butschli (1), classification qui reflète

(1) Butschli. *Protozoa* (Dr H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs.)

assez bien, croyons-nous, l'opinion générale des zoologistes, on voit que plusieurs familles, les *Euglenea*, les *Cryptomonadineæ*, les *Péridiniens*, les *Chlamydomonadineæ*, les *Volvocineæ*, etc., sont placées dans les Flagellés.

Nous avons démontré, en nous appuyant sur l'étude du développement, que ces familles offraient des affinités végétales incontestables. L'importance du caractère de la nutrition a été mise nettement en évidence (1).

A mesure que nos connaissances sur les organismes inférieurs se complètent, nous devons serrer de plus près la question et montrer les avantages de cette nouvelle classification.

Supposons un instant que les familles précédentes soient maintenues dans les Flagellés; il est absolument impossible alors d'expliquer pourquoi les *Apiocystis*, les *Tetraspora*, le *Pleurococcus superbus*, les *Glœocystis*, etc., ne sont pas également des Flagellés; la transition entre tous ces êtres se fait d'une manière insensible, la diminution de la phase zoospore est graduelle, la structure du corps est identique et les phénomènes de reproduction sont semblables; alors pourquoi dans cette voie s'arrêter ici plutôt que là. On est forcé d'ailleurs, dans cet ordre d'idées, d'admettre une anomalie choquante: toute une section des Flagellés constituerait une exception unique dans la série animale; ces Flagellés auraient une nutrition végétale, — *holophytique*, comme on l'appelle — s'effectuant au moyen de chromatophores identiques par leur structure et leur fonction à ceux des algues.

En résumé, en conservant ces familles dans les Flagellés:

1° On ne peut expliquer pourquoi on s'arrête à un moment donné sur une pente uniforme;

2° On est forcé d'admettre une nutrition végétale pour un très petit nombre d'animaux;

(1) Recherches sur les organismes inférieurs, avec 4 pl. (Annal. des sc. nat. Bot., t. IV, 1885). — Recherches sur les algues inférieures, avec 2 pl. (Annales des sc. nat. Bot., t. VII, 1888) — Les Péridiniens et leurs parasites, avec 1 pl. (Journal de Botanique, 1888). — Recherches sur les *Cryptomonadineæ* et les *Euglenea*, avec 1 pl. (Le Botaniste, 1er fasc.). — Mémoire sur les Chytridinées, avec 2 pl. (Le Botaniste, 2e fascicule). — La sexualité chez les algues inférieures (Journal de Botanique, 1888).

3º Enfin, aucune explication logique ne peut être donnée de l'existence de deux séries, série animale et série végétale.

Il y a cependant un moyen bien naturel de se rendre compte de l'existence de ces deux séries divergentes; il se trouve, par surcroît, qu'en employant ce moyen, on fait disparaître toute exception. Il est vrai qu'il faut admettre les principes de l'évolution; une parenté entre les êtres; mais ce n'est pas là une difficulté; tout le monde en effet, constate cette parenté, mais les uns y voient une parenté effective, alors que pour d'autres cette parenté n'est qu'apparente.

Le protoplasma primordial paraît avoir été formé de molécules ayant toutes la même valeur ; toutes devaient être capables de se diviser, de se mouvoir, de se reproduire ; il n'y avait en un mot aucune molécule ou groupe de molécules différenciées en vue d'une fonction spéciale. Existe-t-il encore des êtres à cet état? M. Hæckel a décrit sous le nom de Monères des organismes qui répondraient assez bien à cette vue de l'esprit ; mais il paraît probable que les Monères ne sont que des amibes dont le noyau est difficile à mettre en évidence.

Le premier stade de différenciation a été marqué par l'apparition dans le protoplasma de noyaux et de granulations diverses ; ce protoplasma a conservé la propriété de pouvoir se diviser en plusieurs parties facilement, en zoospores; ces zoospores peuvent se réunir en plasmodes ; comme dans le stade primordial, l'individualité n'est pas encore nettement accusée ; toutes les molécules sont susceptibles de contribuer à la nutrition générale ; les aliments solides pénètrent dans le protoplasma ; c'est la nutrition animale primaire. Il existe des êtres à cet état et ils sont bien étudiés; ce sont les Vampyrelles (1) qui conduisent directement aux Rhizopodes et qui émettent latéralement un rameau, celui des Flagellés.

(1) Les Vampyrelles ont été considérées jusque dans ces dernières années, comme formées par un protoplasma dépourvu de noyau. M. Zopf a signalé plusieurs noyaux dans le *Leptophrys* (*Vampyrella*) *Kutzingii* Zopf. (Untersuchungen über Parasiten ausder Gruppe der Monadinen. Halle. 1887) .J'ai pu compléter il y a quelque temps ces résultats en étudiant la structure de la *Vampyrella vorax*; ces noyaux sont nucléolés, ce qui n'a pas été vu par M. Zopf, si je ne me trompe. J'indiquerai prochainement dans une note les détails de structure et de position de ces noyaux.

Les Flagellés présentent un second stade de différenciation ; certains organes se dessinent ; il y a apparition de *flagellums* qui vont servir à la locomotion. A la partie inférieure du groupe, la nutrition se fait encore par introduction d'aliments solides dans le corps sans aucune trace d'appareil spécial (*Monadineæ zoosporeæ)* ; plus haut, dans la série, il y a une ébauche d'appareil digestif, facilitant l'entrée des aliments (*Peranema*, *Anisonema*, etc.) (1)

La reproduction présente également quelques différences ; dans les *Pseudospora*, *Soretia*, *Minutularia*, voisins des Vampyrelles, le corps se segmente en nombreuses zoospores ; dans beaucoup d'autres Flagellés, il y a une simple division longitudinale libre.

Enfin, d'autres Flagellés — et pour nous ce sont les plus intéressants — deviennent incapables d'absorber des aliments solides ; ils sont obligés pour vivre d'habiter à l'intérieur d'autres animaux ou bien à l'intérieur de liquides chargés de substances nutritives : ils vivent en saprophytes, par simple endosmose.

La plupart des familles végétales inférieures se détachent de ce dernier groupe.

Supposons, et la condition a dû être réalisée bien souvent, qu'un Flagellé saprophyte se trouve dans un liquide qui s'appauvrisse graduellement ; comment a-t-il pu arriver à lutter contre ces conditions défavorables ?

De deux manières, qui correspondent à deux grandes divisions du règne végétal.

1° Il a acquis à sa surface, ou en des points déterminés de cette surface une propriété de digestion très intense qui était inutile dans un milieu riche en principes nutritifs dissous ; il prépare donc ses aliments comme le poil radical d'une plante supérieure ou l'embryon d'une graine ; cela nous conduit aux champignons.

2° La digestion superficielle est restée insuffisante ; un facteur nouveau est venu s'ajouter ; c'est la chlorophylle. Ainsi donc, chez toutes les plantes vertes, il y a deux choses à considérer dans

(1) Voir Butschli. loc. cit.; Klebs. Organisation einiger Flagellaten (Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen. 1881-1885).

la nutrition ; une digestion végétale ordinaire s'effectuant par la surface et une nutrition s'effectuant au moyen de la chlorophylle ; cette distinction ne paraît pas avoir été faite jusqu'ici d'une manière suffisante dans les organismes inférieurs colorés en vert ; dans certains cas, on peut cependant constater directement cette digestion superficielle, c'est lorsque certaines algues sillonnent de canaux les pierres les plus dures (1). Malheureusement, on ne connaît rien sur l'importance relative de ces deux modes de nutrition : nutrition végétale et nutrition holophytique. Il n'est pas douteux que leur importance relative varie beaucoup avec les genres et les espèces et aussi avec les conditions d'habitat.

Si l'on admet ce qui précède, tout s'explique ; l'orientation végétale doit être notée avec les premiers effets de la cause qui l'a produite : les ressemblances des algues inférieures avec les Flagellés sont naturelles ; plus on sera près du point de départ, plus ces ressemblances seront étroites ; la présence de la chlorophylle sera un caractère de premier ordre pour la classification, attendu qu'elle indique un changement dans le mode de nutrition ; enfin, l'existence d'une nutrition végétale pour un petit nombre d'animaux, qui constituait une exception choquante, ne peut plus être admise.

Ce ne sont pas là de simples hypothèses ; on trouvera la confirmation de ces idées dans l'ensemble de nos recherches et dans celles qui composent ce nouveau mémoire ; on pourra y voir soigneusement notés pour chaque famille le point de départ et aussi parfois la filiation vers les groupes supérieurs.

Plusieurs animaux sont colorés en vert : le *Paramecium Bursaria*, la *Convoluta Schultzii*, le *Stentor polymorphus*, des Vorticelles, l'*Hydra viridis*, la *Spongilla lacustris*, l'*Ophrydium versatile*, etc. ; cette couleur verte est due à une algue parasite. Jusqu'ici cette algue n'avait pas été signalée chez les Flagellés ; nous avons main-

(1) Bornet et Flahant. Sur deux nouveaux genres d'algues perforantes (*Journal de Botanique*. 1888).

tenant à faire connaître un cas assez intéressant qui a été fourni par le genre *Anisonema*.

Anisonema viridis sp. nov.

(Pl. VI, fig. 1 — 10)

Cette espèce habite dans un marais, à Moult-Argences, au milieu des *Chara* ; plusieurs fois, des individus isolés s'étaient montrés dans nos cultures, mais leur étude était presque impossible dans ces conditions. Cette année, pendant le mois de mars, j'ai fait une abondante récolte de ce Flagellé et j'ai réussi à le conserver assez longtemps en observation.

Le corps est légèrement assymétrique, ordinairement de forme ovalaire (fig. 1), il n'est pas rare de rencontrer des zoospores globuleuses ou allongées ; la partie inférieure du corps présente quelquefois un long rostre incolore, fig. 3 ; à l'avant, se trouve une échancrure placée un peu sur le côté ; il en part un canal très court qui conduit dans une chambre antérieure triangulaire ; un long flagellum s'insère au-dessus de l'échancrure, il se tient assez raide pendant la marche et ce n'est que de temps à autre qu'il forme de rapides ondulations ; un second cil beaucoup plus long est traîné à l'arrière ; le corps étant rendu très opaque par la présence de corpuscules verts, il nous a été impossible de vérifier si le mode d'insertion de ce second cil est le même que dans l'*Anisonema acinus* (1) ; d'après ce que nous avons vu sur des zoospores fixées à l'acide osmique, il nous semble que l'insertion des deux cils se fait au même point, fig. 10.

Une cuticule peu résistante recouvre le corps ; cette cuticule est tapissée intérieurement par une couche assez épaisse de protoplasma dense ; c'est l'*ectosarque* qui limite une sorte de cavité interne dont le protoplasma est peu réfringent ; on a reconnu les caractères de l'*endosarque*. Il ne semble pas que la distinction

(1) Butschli. Beitrage Zur Kenntniss der Flagellaten. (Zeits. f. wiss. Zool. Leipzig, 1878).

de ces deux parties ait été signalée dans les *Anisonema* ; elle est ici très nette.

Dans l'ectosarque, on trouve un grand nombre de petits corpuscules verts qui pourraient être pris à un examen superficiel pour de véritables chromatophores ; on reconnaît bien vite cependant qu'ils ressemblent aux petites algues parasites signalées chez un certain nombre d'animaux ; leur contour est sphérique, leur individualité très marquée et si le protoplasma du Flagellé vient à se désagréger, ces corpuscules continuent de vivre pendant quelque temps ; nous allons chercher tout à l'heure à quel genre appartiennent ces petites algues, On rencontre encore dans l'ectosarque des granulations réfringentes plus ou moins nombreuses.

Le noyau se trouve dans l'endosarque, au milieu du corps ; il n'est point différencié en nucléole et zone superficielle, et ressemble à celui de l'*Anisonema acinus ;* son protoplasma, très dense, se colore fortement par l'hématoxyline ou le picro-carmin ; son contour est généralement sphérique ; sa grosseur varie avec la taille des zoospores.

La vacuole contractile est surtout facile à observer sur les individus au repos ; elle est placée comme chez les autres espèces du genre, assez loin de l'échancrure ; elle se forme sous l'ectosarque ; au moment de la contraction, nous avons cru voir un petit canal se former dans cette couche ; une seconde vacuole se montre à côté de la première ; entre deux contractions successives, il peut s'écouler deux minutes.

La reproduction a lieu par division longitudinale ; les zoospores s'arrêtent, s'arrondissent et produisent rapidement une couche épaisse de mucilage ; ce mucilage, ayant le plus souvent la même réfringence que l'eau, ne peut être aperçu qu'avec difficulté ; les cils à ce moment ont disparu ; une échancrure se produit suivant une ligne longitudinale ; il en résulte deux individus qui se trouvent bientôt séparés l'un de l'autre, grâce à la production constante de mucilage ; ils sont mis en liberté un peu plus tard par dissolution du mucilage dans l'eau.

Les zoospores peuvent également s'arrêter et s'entourer de mucilage, sans se diviser du moins immédiatement ; on les voit même s'arrondir et tourner, tantôt dans un sens, tantôt dans un autre à l'intérieur de ce mucilage, fig. 8 ; la vacuole contractile fonctionne normalement, et il est toujours possible de faire la distinction du protoplasma en ectosarque et endosarque ; assez fréquemment, le mucilage acquiert une consistance gélatineuse, et montre alors des stries concentriques bien accusées ; une véritable membrane recouvre alors le protoplasma, fig. 7.

La présence des algues vertes parasites doit aider beaucoup à la nutrition de cette espèce ; on peut se demander cependant si elle n'est pas capable d'absorber des aliments solides ; la réponse est difficile ; nous avons observé une fois une petite Diatomée à côté de la vacuole contractile, mais c'est une observation isolée et par conséquent sans grande valeur ; nous constaterons seulement que, d'après l'organisation du corps, l'ingestion d'aliments solides paraît probable chez cette espèce.

Trois espèces sont assez bien décrites : *Anisonema acinus* Dujard., *Anisonema sulcata* Dujard., *Anisonema entosiphon* Stein (1). La première se distingue facilement des deux autres par son noyau sans nucléole ; sa cuticule présente des stries obliques. Le corps de l'*Anisonema sulcata* présente des sillons longitudinaux ; le noyau est nucléolé ; M. Butschli a décrit la division longitudinale libre des zoospores, avec l'aspect que prend le noyau pendant cette division ; enfin l'*Anisonema entosiphon*, qui possède également un noyau nucléolé, a une cuticule à stries longitudinales largement espacées. Dans ces trois espèces, la disposition de l'appareil buccal est la même ; il y a une sorte de tube, qui d'après M. Klebs, serait limité par deux longues baguettes (Stab.).

L'*Anisonema viridis* sp. nov. doit être placée à côté de l'*Anisonema acinus ;* la structure du noyau est la même dans les deux espèces; ce n'est pas une simple variété. En effet, on vient de voir que le protoplasma se divise nettement en *ectosarque* et en *endosarque,* fait qui ne paraît pas exister chez les

(1) Voir Klebs, loc. cit. p. 327.

autres espèces ; il y a une chambre antérieure triangulaire, sans trace d'appareil buccal en tube, et le noyau occupe le milieu du corps. Si l'on ajoute à cela que la reproduction longitudinale se fait généralement à l'intérieur d'une masse de mucilage, et que l'organisme renferme une algue parasite, il sera difficile de ne pas accorder à ce type une valeur spécifique.

Nous allons chercher maintenant à quel genre d'algues doivent appartenir les corpuscules verts qui habitent les animaux ; tout d'abord quelques mots d'historique ne seront pas inutiles.

Ehrenberg connaissait l'existence de ces grains verts ; il avait même reconnu qu'ils étaient placés dans la couche corticale ; des observations plus récentes ont montré que des exceptions nombreuses existent ; dans un Héliozoaire, l'*Acantrocystis viridis*, ces grains sont logés dans l'endoplasme ; dans le *Paramecium Bursaria* on en trouve, et dans l'ectoplasme et dans l'endoplasme, ces derniers étant entraînés par le mouvement circulaire du protoplasme (1). Cohn et Max Schulze démontrèrent que la substance qui colorait ces corpuscules n'était autre que de la chlorophylle végétale. Il ne restait plus qu'un pas à faire pour arriver à la notion d'une algue parasite ; le mérite en revient à M. Geza Entz qui, en 1876, émit cette idée. M. Brandt paraît avoir donné la démonstration définitive du fait (2), il a, en effet, réussi à colorer le noyau de ces petites cellules vertes ; le plasma est recouvert d'une substance mucilagineuse et d'une enveloppe mince de cellulose ; ces cellules, comme l'avait vu Schulze en 1851, se multiplient par division en trois ou quatre parties.

Je dois ajouter qu'il m'a été impossible jusqu'ici de réussir à colorer le noyau dans les petites cellules vertes de l'*Anisonema viridis ;* elles se multiplient parfois si rapidement en diminuant de taille, qu'elles colorent presque uniformément l'ectosarque en se pressant les unes contre les autres, mais il est facile le plus

(1) Consulter Balbiani. Evolution des micro-organismes animaux et végétaux (Journal de micrographie 1887, p. 370).

(2) K. Brandt. Uber das Zusammen leben von Thieren und Algen (Sitz. d. Naturf. Ges. Berlin 1881).

souvent de constater leur parfaite identité avec les cellules parasites des autres animaux.

A quelle famille appartiennent ces algues? M. Brandt en a fait un genre particulier de Palmellacées, sous le nom de *Zoochlorella*. On peut les rapprocher du *Palmella hyalina* Brébisson, dont on trouvera la description plus loin. La petitesse des cellules, leur forme sphérique et la disposition du protoplasma, tout semble indiquer une étroite parenté. Dans le *Palmella hyalina*, il y a une abondante sécrétion de gélatine, cette sécrétion doit exister également chez les cellules vertes parasites des animaux ; ces derniers l'utilisent en entier pour leur nutrition ou s'en servent pour se constituer des enveloppes épaisses comme dans *l'Anisonema viridis* ; il arrive même que cette gélatine est assez abondante pour réunir les individus en un grosse colonie comme dans *l'Ophrydium versatile* ; cette gélatine est fournie par l'algue, utilisée par l'animal, c'est ce qui semble résulter clairement de l'étude des *Anisonema* ; cette sécrétion continue de gélatine, explique d'ailleurs comment l'algue peut vivre en parasite à l'intérieur d'un protoplasma pourvu de propriétés digestives.

DEUXIÈME PARTIE

Nous allons, dans cette seconde partie, étudier successivement plusieurs familles d'Algues inférieures, en commençant par celles qui ont avec les Flagellés les affinités les plus étroites. Les représentants de ces familles possèdent de la chlorophylle, ils n'absorbent jamais d'aliments solides ; le développement a lieu suivant deux modes qui sont reliés entre eux par de nombreux intermédiaires, mais qu'il est nécessaire cependant de distinguer : 1° La reproduction se fait par bipartitions successives du protoplasma dans une cellule mère ou *sporange* ; il en résulte un nombre plus ou moins grand de zoospores ; 2° la reproduction se fait par division longitudinale libre ; ces deux modes se retrouvent

chez les Flagellés, comme on doit s'y attendre, d'après ce que nous avons dit précédemment des liens de parenté qui existent entre tous ces organismes inférieurs.

Il est tout naturel que les botanistes étudient dans chaque famille végétale qui se détache de la série animale, les Flagellés saprophytes qui servent de passage, qui semblent représenter les ancêtres ; c'est d'ailleurs ce que nous avons fait plusieurs fois et ce que nous continuerons de faire chaque fois que l'occasion s'en présentera.

I. **Polyblepharideae** (Dangeard)

Cette famille a été créée pour un genre d'algues dont le développement était bien particulier, le *Polyblepharides singularis* ; aussi disions-nous alors : « Il n'est pas douteux que cette famille caractérisée par le mode de vie que nous venons d'établir, ne s'enrichisse peu à peu de nouveaux genres à mesure que les connaissances sur les infiniment petits se compléteront; il sera possible alors de voir exactement d'où elle vient et où elle conduit, ce qui ne peut être actuellement tenté d'une manière sérieuse (1)

Depuis cette époque, nous avons eu l'occasion d'étudier le *Pyramimonas Tetrarhynchus* assez complétement; ce genre, à peine entrevu jusqu'ici, se rapproche par sa structure et son développement du *Polyblepharides*; il doit prendre place avec lui dans la même famille.

Pyramimonas Tetrarhynchus Schmarda (2)

(Pl. VI, fig. 15-22)

Cette espèce vivait au milieu de conjuguées dans un fossé à

(1) P. A. Dangeard. Recherches sur les Algues inférieures (Annales des Sc. natur. Bot., tome 7, p. 156).

(2) Schmarda. Neue Formen von Infusorien (Denkschr d. Wien Ak. Bd. I, 1850. II. Abt. p. 9, 11. Tafel III.— Stein. Der Organismus der Infu-ions hiere III. I Halfte, Leipzig 1878.

fond tourbeux aux environs de la gare de Mézidon ; les zoospores étaient en nombre considérable, leur longueur est de 13 μ 5, leur largeur de 8 μ environ.

Le corps a une forme ovale allongée : la partie antérieure est souvent terminée par une large surface ; l'espèce est bien caractérisée par la présence de quatre ailes ou côtes (fig. 16), ces côtes très saillantes à la partie antérieure vont en diminuant vers le bas. Si l'on regarde la zoospore de face, suivant l'axe vertical, ces ailes se présentent sous la forme de quatre coins réguliers, parfois émoussés. Il est surtout facile de voir cette disposition lorsque les individus sont fixés perpendiculairement à la lamelle d'une cellule de culture ordinaire. Cette forme normale peut se trouver altérée.

Nous examinons presque toujours nos récoltes au retour de l'excursion, immédiatement, afin de mettre de côté les choses intéressantes ; or, cette espèce, à ce moment, ne présentait point les quatre ailes caractéristiques ; la forme normale ne se montra que le lendemain et les jours suivants ; il y a donc là une erreur à éviter.

Les zoospores possèdent quatre cils égaux de la longueur du corps ; ils s'insèrent à l'avant sur le milieu ; lorsque les individus se fixent perpendiculairement à la lamelle, on voit les cils correspondre aux échancrures (fig. 22, *c*, *d*).

Le protoplasma est recouvert d'une fine membrane qui présente des stries en spirale (fig. 16) ; à la partie inférieure du corps se trouve le corpuscule amylifère (1) qui ne présente rien de particulier : le protoplasma qui l'entoure est dense ; il se continue sous la membrane en une sorte d'ectosarque ; la chlorophylle étant particulièrement localisée dans cet ectosarque, on peut considérer ce dernier, si l'on veut, comme un chromatophore unique ; il limite une cavité antérieure plus claire ; c'est là que se trouve un noyau nucléolé ordinaire ; cette structure rappelle beaucoup celle des *Chlamydomonas*.

(1) Nous désignerons fréquemment par la suite ce corpuscule sous le nom de pyrénoïde.

Le point rouge se trouve au niveau du corpuscule : il n'est pas toujours possible de constater sa présence.

La reproduction se fait par division longitudinale libre ; cette division a lieu soit pendant la marche, soit pendant la fixation de la zoospore ; mais sans disparition préalable des cils. On voit se former une ligne incolore médiane régulière ; cette disposition rappelle à s'y tromper les deux chromatophores des *Cryptomonas* qui, d'ailleurs pourraient bien ne pas avoir une autre raison d'être ; le corpuscule amylifère se divise en deux, alors que le corps lui-même ne présente encore aucune trace d'échancrure ; la division du noyau suit celle du corpuscule amylifère et la séparation des deux zoospores se fait à partir de l'extrémité postérieure. Lorsque la division a lieu pendant que les individus sont fixés perpendiculairement à la lamelle de la chambre humide, il est possible de suivre le mode de formation des cils ; les quatre cils primitifs persistent en conservant leurs caractères et leur position respective ; puis, entre chacun d'eux, on voit apparaître un filament hyalin d'abord très court ; les quatre nouveaux cils ainsi formés atteignent bientôt la longueur des premiers ; les deux zoospores qui se séparent, emportent chacune deux cils anciens et deux cils nouveaux ; elles ont donc exactement la même valeur ; c'est un fait d'autant plus intéressant à noter qu'il nous avait été impossible de saisir cette formation des cils chez le *Polyblepharides singularis*.

Si l'on parvient à conserver ces zoospores pendant quelque temps, on peut observer l'enkystement ; quelques individus s'arrêtent, s'arrondissent, puis s'entourent d'une membrane résistante (fig. 23) ; cette membrane possède parfois de petites épines (fig. 24). Le protoplasma intérieur se divise en deux parties ; une cavité interne renfermant le noyau et une couche dense tapissant la membrane, cette dernière contient en un point le corpuscule amylifère ; on distingue au début de l'enkystement des striations qui paraissent appartenir à l'ectosarque ; plus tard, le contenu du kyste jaunit légèrement et les distinctions précédentes s'effacent.

La germination de ce kyste n'a pas été observée jusqu'ici ; il

est bien probable d'après ce que nous savons du *Polyblepharides singularis*, que ce kyste donne naissance à une seule zoospore.

Il n'est pas douteux que le genre *Chloraster* doive rentrer dans cette famille; on connaît le *Chloraster agilis* Kent (1) et le *Chloraster gyrans* Ehrg ; le corps présente des côtes saillantes comme dans le *Pyramimonas* et cinq cils à la partie antérieure ; le protoplasma est coloré en vert; il y a un point oculiforme; le développement n'est malheureusement pas connu.

M. Butschli (2) place les genres *Pyramimonas* et *Chloraster* en appendice à la famille des *Chlamydomonadineæ* ; c'est tout ce que pouvait permettre le peu de renseignements que l'on possédait sur ces genres.

Actuellement, la famille des *Polyblepharideæ* se montre comme une famille très homogène ; elle comprend des organismes colorés en vert par de la chlorophylle, possédant un corpuscule amylifère postérieur et un noyau antérieur ; un point oculiforme existe fréquemment au-dessous des cils ; le protoplasma est entouré d'une membrane de cellulose, présentant parfois des stries.

La reproduction se fait par division longitudinale libre.

Chaque zoospore peut s'enkyster en s'arrondissant en sphère ; le kyste germe en donnant naissance à une seule zoospore (*Polyblepharides*).

Le nombre des cils est de 4 à 8 selon les genres.

L'analogie de structure des zoospores de cette famille avec celles des *Chlamydomonadineæ* est évidente ; mais le développement est bien différent.

Trois genres sont connus :

1° *Polyblepharides* Dangeard. Corps allongé, obtus à la partie antérieure ; protoplasma coloré en vert intense, membrane excessivement mince, sans structure, permettant des mouvements amiboïdes au moment de la germination du kyste, noyau nucléolé antérieur ; corpuscule amylifère postérieur ; amidon disséminé en granules dans le protoplasma ; une ou deux vacuoles à la base des

(1) Kent sav. A. Manual of Infusoria. London, 1882.

(2) Butschli, loc. cit. p. 838.

cils; point oculiforme au niveau du corpuscule amylifère.

Division longitudinale libre.

Kystes sphériques entourés d'un mucus gélatineux; ces kystes donnent en germant naissance à une seule zoospore.

Le nombre des cils est de 6 à 8 en touffe (1).

Une espèce vivant dans l'eau douce, *Polyblepharides singularis.*

2° *Pyramimonas.* Corps présentant quatre ailes ou côtes saillantes : distinction du protoplasma en ectosarque et endosarque; chlorophylle localisée dans l'ectosarque (chromatophore); membrane d'enveloppe striée; noyau nucléolé antérieur; corpuscule amylifère postérieur; une vacuole contractile; un point oculiforme.

Division longitudinale libre; kystes sphériques, sans mucus; germination inconnue.

Le nombre des cils est de 4.

Une espèce vivant dans l'eau douce : *Pyramimonas Tetrarhynchus* Schmarda.

3° *Chloraster.* Corps de forme variable, relevé de quatre côtes plus ou moins saillantes. Protoplasma coloré en vert; un point oculiforme.

Le nombre des cils est de cinq; un médian et quatre disposés en couronne.

Deux espèces : *Chloraster gyrans* Ehr., *Chloraster* agilis Kent.

Les *Polyblepharideæ* se détachent des Flagellés par l'intermédiaire de la famille des *Tetramitina* Butschli (2); cette famille comprend des espèces vivant dans l'eau, ou bien habitant en parasites à l'intérieur d'autres animaux; les premières, appartenant aux genres *Collodictyon* et *Tetramitus* absorbent des aliments solides; les autres vivent d'aliments tout préparés (*Monocercomonas, Trichomonas, Trichomastix*).

(1) Ce point devra être l'objet de vérifications ultérieures; on vient de voir que de nouveaux cils se forment pendant la division; il suffirait que la production de nouveaux cils commençât de très bonne heure pour que nous ayons pu être induit presque fatalement en erreur. Il arrive quelque chose d'analogue dans le *Pyramimonas;* la division du corpuscule amylifère précède tout autre trace de division; on serait ainsi conduit à attribuer aux zoospores normales deux corpuscules.

(2) Butschli, loc. cit. p. 841.

Dans les Polyblepharideæ, les aliments solides ne pénètrent plus à l'intérieur du corps ; les espèces vivent dans l'eau ordinaire, la différenciation végétale s'accuse par l'apparition de la chlorophylle, du corpuscule amylifère, de la membrane cellulosique ; ce sont des algues au même titre que les *Chlamydomonadineæ;* les deux familles doivent occuper dans la classification une position parallèle.

II

Chlamydomonadineae

Quoique nous ayons fait précédemment une étude monographique de cette famille assez étendue, il était nécessaire cependant de lui conserver une place dans ce nouveau travail ; en effet, dans la partie historique, deux travaux importants nous étaient restés inconnus ; c'est grâce à la bienveillance de M. Balbiani, que nous avons pu les consulter ; nous compléterons en même temps quelques nouvelles observations qui ont été déjà l'objet d'une note préliminaire (1).

Cette famille des Chlamydomonadineae se détache des Flagellés par l'intermédiaire du *Polytorna uvella;* ce dernier n'a pas de bouche, il n'absorbe pas d'aliments solides dans son protoplasma; comme il n'a pas de chlorophylle, il est obligé pour se nourrir, de vivre dans des liquides chargés de matières nutritives : c'est le terme de passage des Flagellés aux Chlamydomonadineae; cela est si vrai que son développement reproduit exactement celui qui va se retrouver dans la famille tout entière. M. L. Krassilstsckik a, en effet, dans un travail, malheureusement publié en langue russe, signalé tous les détails de la conjugaison dans le genre *Polytoma* et décrit la germination de l'œuf en nouvelles zoospores (2).

(1) P. A. Dangeard. La sexualité chez quelques algues inférieures (Journal de Botanique, 1888).

(2) Krassilstsckik. Sur l'histoire du développement et la systématique du genre *Polytoma*. Odessa.

Ainsi se complètent peu à peu nos connaissances sur la sexualité des algues inférieures, malgré toutes les difficultés dont cette étude est entourée ; ces phénomènes ne se produisent en effet qu'à de longs intervalles : ils durent souvent fort peu de temps. Il faut de toute nécessité arriver au moment opportun et suivre alors sans interruption les modifications qui se produisent. D'après les quelques remarques que j'ai pu faire, c'est au commencement du printemps ou à la fin de l'été qu'il y a le plus de chances de pouvoir obtenir dans les cultures la formation des zoospores ; il n'est d'ailleurs pas douteux que toute circonstance défavorable à la vie de l'espèce : défaut de nutrition, dessication progressive du milieu, action de substances nuisibles, etc., ne puisse amener ou du moins hâter le moment de la reproduction sexuelle.

Nous nous sommes attaché, depuis plusieurs années, à faire connaître cette reproduction sexuelle chez les *Chlamydomonadineae*, et, à l'heure qu'il est, avec les observations qui suivent, on peut dire que cette famille est l'une des mieux connues et l'une des plus homogènes dans le groupe des algues.

1° **Phacotus angulosus** Stein.

(Pl. VI, fig. 32)

Le genre *Phacotus* est dû à Perty (1) qui le créa pour une espèce ayant un contour sphérique, une forme biconvexe et deux ou quatre cils ; il la désigne sous le nom de *Phacotus viridis* et la place entre les *Cryptomonas* et les *Anisonema*.

Carter étudie deux espèces appartenant à ce genre ; il les rapporte au genre *Cryptoglena* sous le nom de *C. angulosa* et *C. lenticularis* (2) ; il décrit en ces termes ce qu'il considére comme la reproduction sexuelle de cette espèce : « I have seen to day the incorporation of the spermatozoïd with the macrogonidium of *Cryptoglena lenticularis* take place serveral times and once so

(1) Perty. Zur Kenntniss kleinster Lebensform. Berne, 1852.

(2) Carter. On the fecundation in Eudorina elegans and Cryptoglena (Ann. of natural history, 1858).

satisfactorily that I am able to assert the fact without réservation. »

M. Stein place avec raison ces deux espèces dans le genre *Phacotus* (1) ; il ne peut rien affirmer en ce qui touche la reproduction sexuelle.

Jusque dans ces derniers temps, les *Phacotus* ont été considérés comme des Protozoaires ; dans nos *Recherches sur les Algues inférieures* (2), après avoir décrit avec détails la reproduction asexuelle d'une espèce, nous avons été conduit à placer ces êtres tout près des *Chlamydomonas* ; en même temps nous avons signalé, chez le *Phacotus angulosus* Stein, l'existence de kystes en indiquant leur mode de germination.

Ces cellules de repos étaient-elles toutes des kystes, ou bien provenaient-elles d'une copulation de gamètes ? Nous ne saurions rien affirmer et on comprendra par ce qui va suivre, les raisons de notre réserve.

J'ai recueilli dans une excursion faite aux environs de Caen, à Bernières, une récolte de *Phacotus angulosus* (fig. 32, *c*), qui, par exception, était presque pure ; je n'avais guère à espérer trouver du nouveau sur cette espèce que j'avais déjà longuement étudiée les années précédentes ; cependant, à tout hasard, j'entrepris quelques cultures ; dès les premiers jours, je m'aperçus que la marche du développement ne suivait pas son cours normal ; la reproduction asexuelle était presque nulle ; par contre, quelques individus, après avoir perdu leurs deux cils, formaient quatre ou huit petites zoospores par bipartitions successives (fig. 32, *a*) ; ces zoospores s'agitaient assez longtemps à l'intérieur des deux valves légèrement écartées ; puis elles finissaient par se dégager et devenir libres ; elles étaient ovales ou fréquemment allongées en petits bâtonnets, avec deux cils à l'avant ; elles présentaient avec les gamètes que j'avais eu l'occasion de voir jusqu'ici une différence frappante ; la chlorophylle, au lieu d'être localisée à la partie postérieure, se trouvait à l'avant, l'extrémité

(1) Stein. Der Organismus der Infusionsthiere, 1878, Flagellaten.

(2) Annales des sciences naturelles, Bot., 7e sér., t. VII.

postérieure étant incolore. Comme elles étaient peu nombreuses, je fus assez longtemps sans pouvoir saisir leur signification ; enfin je réussis plusieurs fois à observer la fusion de ces gamètes.

Elle est excessivement rapide : deux gamètes se réunissent par leurs cils et se pressent l'une contre l'autre un peu obliquement (fig. 32, *d*) : elles peuvent, pendant deux minutes environ, se mouvoir vivement ; elles s'arrêtent ensuite, perdent leurs cils ; on croirait alors avoir affaire à une seule zoospore arrivée au repos : la fusion s'opère, l'oospore s'arrondit (fig. 32, *e*). Le développement de ces oospores et leur germination sont exactement ceux que j'ai décrits comme appartenant aux kystes. J'ignore donc si réellement il y a des kystes dans ce genre ; il a fallu, pour observer la fusion des gamètes, deux conditions : trouver des cultures assez pures, et d'autre part arriver juste à la minute précise où s'effectuaient les copulations ; dans ces conditions, il est presque impossible d'affirmer qu'une *cellule au repos* ne provient point d'une fusion de deux gamètes.

Existe-t-il entre ces gamètes une différence de sexe ? on trouve des sporanges qui fournissent tantôt quatre, tantôt huit zoospores ; on pourrait croire qu'il y a dans ce fait une indication ; n'ayant remarqué dans la taille et dans l'aspect aucune différence sensible entre gamètes, je ne puis dire en quoi peut consister ici la différence de sexe.

Je n'ai point cherché également à voir la fusion des deux noyaux en un seul : tout se passe certainement comme dans le *Chlamydomonas Reinhardti* Dangeard ; cette fusion des deux noyaux en un seul dans les oospores paraît d'ailleurs générale (1).

En résumé, le genre *Phacotus* forme donc ses œufs comme les *Chlorogonium*, *Cercidium*, *Chlamydomonas ;* nous avions donc raison de rapprocher ces genres les uns des autres et de les placer dans le règne végétal ; il est bien probable que le *Phacotus lenticularis* a une reproduction sexuelle semblable à celle du

(1) C. E. Overton. Ueber den Conjugationsvorgang bei Spirogyra (Berichte der deustchen botan. Gesellschaft, 1888, Band VI, Heft 2). — H. Klebahn. Ueber die Zygosporen einiger Conjugaten (Berichte der Deustsch. Bot. Gesell. 1888. Band VI, Heft. 4).

Phacotus angulosus ; nous pensons que les observations de Carter sur la première espèce, tout en étant fort incomplètes, sont susceptibles d'une autre interprétation.

2° **Phacotus lenticularis** Stein

Cryptomonas lenticularis Ehr., Phacotus viridis Perty

(Pl. VI, fig. 33)

Ce dernier se distingue très facilement du précédent ; j'ai signalé ailleurs quelques caractères différentiels, mais très imparfaitement parce que je n'avais pas eu l'occasion d'étudier cette espèce. Depuis cette époque, je l'ai récoltée à plusieurs reprises aux environs de Caen, mais jamais en grande masse ; les zoospores comme l'a bien vu Perty, ont exactement la forme d'une petite lentille biconvexe; la membrane est rugueuse, épaisse, de couleur sombre, elle est formée de deux valves. Le protoplasma, coloré en vert par de la chlorophylle, est au contact de la membrane sur les jeunes zoospores ; plus tard il en est séparé par un espace plus ou moins large.

La reproduction asexuelle a lieu par une division du protoplasma en deux ou en quatre zoospores, ainsi que l'a décrit Carter ; les deux valves s'écartent beaucoup l'une de l'autre et dans l'intervalle, les zoospores acquièrent bientôt une membrane épaisse ; à ce moment on peut en voir très bien la surface régulièrement dentée.

Je n'ai pu obtenir jusqu'ici la reproduction sexuelle (1) ; il est fort probable cependant qu'il existe dans cette espèce des gamètes semblables à celles du *Phacotus angulosus* et non des spermatozoïdes et des oosphères comme le pensait Carter (2).

(1) J'étudie en ce moment une bonne récolte de cette espèce, qui me permettra, je l'espère, de compléter le développement.

(2) Carter, *loc. cit.*

3° **Corbierea vulgaris** sp. nov. (1)

(Pl. VI, fig. 25-31)

L'espèce qui m'a servi à créer ce genre se trouvait dans des mares situées non loin du bord de la mer ; le fond de ces mares est constitué par des bancs de calcaires recouverts de sable marin; elles n'ont, il est vrai, aucune communication directe avec les canaux d'eau saumâtre qui se trouvent au voisinage; je pense qu'il y a là cependant un habitat particulier qu'il est bon de signaler.

Les zoospores ont une forme ovale (fig. 25), parfois presque sphérique (fig. 26) ; le protoplasma est coloré en vert par de la chlorophylle ; cette chlorophylle ne paraît pas être fixée sur des chromatophores spéciaux ; on trouve à la partie antérieure du corps une ou deux vacuoles contractiles et un point rouge latéral qui d'ailleurs manque fréquemment. Les zoospores possèdent quatre cils un peu plus long que le corps lui-même ; le protoplasma est assez fréquemment séparé de la membrane par un espace incolore.

Jusqu'ici rien ne permet de distinguer cette espèce d'un *Chlamydomonas* quelconque ; la structure interne est dans cette circonstance d'un grand secours. On sait que dans ce dernier genre, le noyau est situé au-dessus du corpuscule amylifère, dans un espace ordinairement moins coloré que le reste du corps ; ici le corpuscule amylifère est central, mais le noyau occupe la partie postérieure de la cellule ; il se trouve parfois presque au contact de la membrane ; on ne peut le voir sans réactif ; il faut donc fixer et colorer d'après les méthodes employées en histologie végétale, ce qui ne laisse pas, dans ce cas, de présenter quelques difficultés ; il se colore uniformément et nous n'avons point réussi à observer un nucléole.

Ces particularités de structure n'auraient pu suffire à justifier la création d'un nouveau genre ; mais la suite du développement

(1) Je dédie ce genre à M. Corbière, professeur au Lycée de Cherbourg, bien connu par ses travaux sur la flore de Normandie.

montre bien l'importance qu'il faut accorder à la structure interne.

La reproduction asexuelle se fait par une division en deux du corps ; cette division peut avoir lieu pendant la phase d'activité ; le plus souvent elle se produit après la disparition des cils (fig. 27), j'ai observé dans ce cas, assez rarement, quatre zoospores provenant d'une même cellule mère.

Les gamètes se forment comme les zoospores ordinaires par une division en deux de la cellule mère. Elles sont à peu près de même grosseur ; elles se conjuguent soit deux grosses ensemble soit une grosse avec une plus petite ; il est impossible de distinguer aucune différence de sexe. Les deux gamètes s'unissent par leurs cils, elles restent ainsi fort longtemps en effectuant un mouvement de balancement (fig. 29 *a*, *b*) ; la fusion des deux protoplasmas se fait très lentement ; il en résulte une oospore sphérique, les membranes des gamètes sont utilisées complètement. Le protoplasma est granuleux, il conserve pendant quelques jours une couleur verte, puis il semble s'y former un précipité ; l'aspect devient de plus en plus sombre et finalement l'oospore acquiert une couleur brun rougeâtre foncée, semblable à celle des téleutospores des Urédinées ; la membrane est double, il y a une *exospore* et une *endospore*, celle-ci est de beaucoup la plus épaisse (fig. 29, *c*) ; les corpuscules amylifères restent longtemps distincts.

Si l'on cherche à suivre ce que deviennent les noyaux, voici ce que l'on observe : ce sont les deux corpuscules amylifères qui arrivent d'abord au contact l'un de l'autre en conservant leur structure : ils offrent une plage centrale dense et sont entourés d'une auréole plus claire (fig. 30, *d*) ; les noyaux se portent beaucoup plus tard l'un vers l'autre, ils subissent un allongement suivant le sens de la direction suivie ; leur masse est homogène sans nucléole : il faut bien se garder de les confondre avec les deux corpuscules ; une étude préalable faite sur les gamètes avant la fusion et la différence d'affinité pour les réactifs colorants permettent d'éviter toute erreur. (fig. 30 *c, d, e*.)

Les noyaux arrivés au contact se fusionnent en une masse anguleuse qui s'arrondit ensuite et ne montre plus aucune trace de soudure.

Il est utile d'examiner avec attention quelques-unes des questions que peut soulever la création de ce genre.

1° On pourrait croire que notre espèce n'est autre que le *Chlamydomonas multifilis* décrit par Frésenius (1) ; nous avons étudié le véritable *Chlamydomonas multifilis;* les zoospores ont la structure normale, les gamètes sont de petite dimension, elles ne peuvent être confondues avec celles du *Corbierea ;* quoique M. Rostafinski n'ait point donné de figure (2), il n'est pas difficile de voir que sa description ne peut correspondre à celle de ce dernier genre.

2° Le genre *Tetraselmis* ayant été créé (3) pour des espèces possédant quatre cils, n'aurait-il point été préférable d'y placer la nôtre ? Mais le *Tetraselmis cordiformis*, le seul connu, a une structure interne bien différente ; le noyau occupe le milieu du corps ; il est situé *au-dessus* du corpuscule amylifère ; le développement est mal connu.

La place du genre *Corbierea* est sans contredit dans la famille de Chlamydomonadinées, mais il se distingue de tous les autres genres par deux caractères de premier ordre : la position du noyau et la structure de l'oospore. Dans les *Chlorogonium*, *Cercidium*, *Phacotus*, etc. (4), les oospores n'ont qu'une membrane apparente ; leur couleur est jaune, elle devient plus tard rouge ; dans le genre *Corbierea*, la membrane est double et la couleur est brun rougeâtre. La différence est fort nette.

Il arrive parfois que les zoospores qui se conjuguent n'ont plus une plasticité suffisante pour s'arrondir en sphère ; l'oospore ne s'en forme pas moins ; elle reste allongée avec l'aspect du début de la conjugaison (fig. 29, *d*).

(1) Fresenius. Abhandlungen der Senkenberg'schen Gesellschaft.
(2) Rostafinski. Beob. über Paarung der Schwarmsporen (Bot. Zeitung , 1871).
(3) Stein, *loc. cit.*
(4) P. A. Dangeard, *loc. cit.*

La germination des oospores a été obtenue en avril dernier; le protoplasma avait fini par se colorer en brun rougeâtre comme les membranes elles-mêmes et le sort des cultures paraissait assez aventuré; ces oospores étaient cependant dans leur état normal de vie latente; elles ont germé en grand nombre.

La coque se rompt en un point par suite de l'augmentation de volume du protoplasma; celui-ci fait hernie au dehors par l'ouverture (fig. 29, *e*), il est granuleux à l'intérieur de la coque, homogène dans la partie qui se montre au dehors; il se produit une division en deux ou en quatre; les zoospores ainsi formées sont recouvertes par la membrane interne de l'œuf qui a suivi l'accroissement du protoplasma et forme une petite ampoule. Cette ampoule au moment de la division du protoplasma est encore engagée dans la coque (fig. 29, *f*, *g*); parfois elle est libre sur le côté de cette dernière (fig. 29, *h*), les zoospores s'agitent, se dégagent finissent par sortir au travers de la membrane; elles ont quatre cils, un protoplasma jaunâtre; on ne voit encore aucune trace du corpuscule amylifère; ce n'est qu'après un temps d'activité plus ou moins long que la zoospore devient verte et que le corpuscule amylifère apparaît (fig. 29, *i*).

Les zoospores ordinaires se gorgent parfois de matières nutritives, amidon, huile; le protoplasma se retire de la membrane; elles peuvent même perdre leurs cils tout en continuant de végéter (fig. 31).

En terminant l'étude de cette famille, je tiens à me justifier d'une critique qui m'a été faite par M. G. Klebs (1), dont je suis d'ailleurs le premier à reconnaître la haute compétence.

M. Klebs pense que le nom de *Chlamydomonas pulvisculus* doit rester à l'espèce que nous avons distinguée sous le nom de *Chlamydomonas Reinhardti*; cependant dans les Traités généraux (2), ce nom de *Chlamydomonas pulvisculus* est attribué à l'espèce si bien décrite par M. Goroschankin et il y aurait eu

(1) Bot. Zeitung. 29 mars 1889. N° 13.

(2) Van Trieghem. Traité de botanique, p. 1125.
Falkenberg. Die Algen im weitesten Sinne in Schenk's Handbuch der Botanik. Bd. II, 1882.

pensons-nous des inconvénients graves à modifier cet état de choses que nous avons trouvé établi ; cette espèce n'est d'ailleurs pas si rare qu'on le croit généralement ; elle existe aux environs de Caen et nous avons des dessins représentant le mode de conjugaison si particulier qu'elle possède ; nous n'avons donc rien à modifier à la classification du genre *Chlamydomonas* tel qu'il a été exposé précédemment.

Il faut d'ailleurs reconnaître qu'il est bien difficile sinon impossible de déterminer une espèce sur la forme des zoospores, sans suivre le développement ; ces zoospores ont une grosseur et un aspect différent selon l'époque de l'année. On ne peut donc affirmer que l'espèce étudiée sous le nom de *Ch. pulvisculus* par Cohn, Braun, etc., soit bien celle qui possède des gamètes semblables.

Une autre critique semble plus fondée. M. Klebs croit que le *Cercidium elongatum* Dangeard n'est qu'une variété du *Chlorogonium euchlorum* ou une espèce nouvelle du même genre. Je ne le pense pas ; mais enfin, je reconnais que le principe qui m'a guidé dans la création du genre *Cercidium* mérite une nouvelle attention.

Quelle valeur doit-on accorder au nombre et à la structure des pyrénoïdes ; y a-t-il là un caractère pouvant être considéré comme générique dans certains cas ?

A voir la constance du nombre des pyrénoïdes dans les genres bien étudiés (*Phacotus*, *Chlamydomonas*, *Corbierea*), il semble que l'on puisse répondre affirmativement.

Cependant, ce n'est pas là l'opinion du plus grand nombre des observateurs.

M. Blochman a récemment décrit avec beaucoup de soin la conjugaison dans l'*Hæmatococcus (Chlamydococcus) Butschlii* sp. nov. (1) ; dans cette espèce on trouve deux pyrénoïdes, l'un antérieur, l'autre postérieur ; or on sait que dans le *Chlamydococcus pluvialis* il y a cinq ou six pyrénoïdes disséminés dans le proto-

(1) F. Blochmann. Uber eine neue *Hæmatococcus* art. Heidelberg. Carl Winter, 1886.

plasme ; les deux espèces paraissent appartenir au même genre ; il est vrai que l'une n'a montré jusqu'ici que des kystes, alors que l'autre a une reproduction sexuelle bien caractérisée.

Le *Chlamydomonas obtusa* (= grandis Stein) posséderait tantôt un, tantôt deux, tantôt cinq ou six pyrénoïdes (1).

Il y a lieu de se demander si les observateurs n'ont point eu devant eux des espèces ou même des genres différents ; avant de se prononcer, il faudrait avoir fait sur ces formes des cultures nombreuses.

Le caractère fourni par le nombre des pyrénoïdes sera probablement du même genre que celui qui est fourni par le nombre des cils ; il aura plus ou moins d'importance selon les autres indications données par le développement.

III

Volvocineæ

Les *Volvocineæ* continuent directement les *Chlamydomonadineæ ;* on les réunit même assez souvent avec ces dernières dans la même famille (2) ; elles s'en distinguent par la propriété que possèdent les zoospores de pouvoir rester unies ensemble normalement, formant des colonies ; ces colonies sont planes, *Gonium*, ou sphériques, *Pandorina, Eudorina*, *Stephanosphæra*, *Volvox*.

Le genre *Gonium* doit être placé à la base de la famille ; les zoospores ont conservé une tendance marquée à reprendre la vie libre, et il est remarquable de voir dans les *Pandorina*, *Eudorina*, *Stephanosphæra*, la formation de nouvelles colonies présenter d'abord le stade *Gonium*.

1° Pandorina Morum

(Pl. VII, fig. 1, 2)

On rencontre fréquemment cette espèce aux environs de Caen ; les colonies comprennent ordinairement huit ou seize cellules

(1). Butschli, *loc. cit.* p. 724

(2) Van Tieghem. Traité de Botanique.

munies chacune de deux longs cils ; les zoospores ont la structure d'un *Chlamydomonas ;* il y a un pyrénoïde postérieur et un noyau antérieur.

Malgré de nombreuses cultures, je n'ai pu observer la reproduction sexuelle si bien décrite par M. Pringsheim (1) ; peut-être cette espèce ne fructifie-t-elle que très rarement dans cette contrée.

On pense généralement que la formation de nouvelles colonies a lieu comme dans l'*Eudorina*, en passant par le stade *Gonium ;* mais le fait n'a pas été démontré (2) ; nos observations ne laissent place à aucun doute (fig. 1). Il se produit d'abord dans la cellule deux divisions en croix ; puis chacun des quatre segments se divise en deux ; les lignes de division sont perpendiculaires entre elles, d'un segment à l'autre ; il en résulte huit cellules qui prennent bientôt une disposition spéciale (fig. 2) ; on arrive au stade seize par des divisions qui se font comme l'indique le pointillé de la figure 2. A ce stade, la colonie est légèrement concave ; les cellules acquièrent des cils ; cette colonie se meut et les bords se rejoignent rapidement pour constituer une colonie sphérique qui devient libre ; cela rappelle exactement ce qui se passe chez l'*Eudorina.*

2° Eudorina elegans

(Pl. VII, fig. 3, 11)

Cette espèce est assez rare en France ; nous l'avons récoltée en septembre 1887 dans les carrières de grès de May-sur-Orne ; elle a accompli le cycle entier de son évolution dans les cultures.

Les colonies sont formées généralement de trente-deux cellules ; ces cellules sont sphériques, possèdent deux longs cils, un pyrénoïde postérieur (3), un noyau nucléolé presque médian, un point

(1) Pringsheim. Uber Paarung von Schwarmsporen (Monatsb. der Kgl. Akad. der Wissensch. zu Berlin 1869).

(2) Butschli. *loc. cit.* p. 773.

(3) Il y a parfois un plus grand nombre de ces corpuscules amylifères ; nous ignorons quelle est la signification du fait.

rouge latéral ; les cellules sont entourées d'une enveloppe commune traversée par les cils.

On retrouve le stade *Gonium* dans la formation des nouvelles colonies ; c'est même dans ce genre que le fait a été décrit tout d'abord et avec beaucoup de soin par A. Braun et Goroschankin (1). Jusqu'au stade seize, tout se passe comme il vient d'être dit pour le *Pandorina*. Pour arriver au stade 32, les quatre cellules du centre restent indivises : huit autres se divisent en deux et les quatre dernières, celles qui forment les angles du quadrilatére, en trois (2).

La reproduction sexuelle a été étudiée par Carter d'une part (3); de l'autre par M. Goroschankin (4). Comme le fait remarquer M. Butschli, il existe entre les résultats des deux observateurs des divergences qui sembleraient correspondre à l'existence de deux espèces différentes.

La forme étudiée par le premier était monoïque ; la forme étudiée par le second était dioïque.

M. L. Klein pense que ces modifications peuvent se produire dans la même espèce ; il s'appuie sur les études qu'il vient de terminer sur les *Volvox* (5) pour appuyer son opinion.

C'est au commencement de février 1888 que se sont produits dans les cultures les phénomènes sexuels ; comme dans la forme étudiée par M. Goroschankin, il y avait des colonies mâles et des colonies femelles ; ces dernières ressemblent aux colonies ordinaires, mais leurs cellules sont généralement plus grosses ; le protoplasma est chargé de matières nutritives ; dans les colonies ordinaires, le nombre des cellules est généralement de trente-deux ; dans les colonies femelles, il peut descendre à quatre (Fig. 4).

(1) Consulter Butschli. *Protozoa, loc. cit.* p. 772-775.

(2) D'après Goroschankin, (Genesis im Typus der palmellenartigen Algen. (Mittheil der. kaiserl. Gesellsch. naturf. Freunde in Moskau. Bd XVI. 1875).

(3) Carter. On the fecundation in *Eudorina* and *Cryptoglena*. (Annal. of natur. History. 1858).

(4) Goroschankin, *loc. cit.*

(5) L. Klein. Morphologische und biologische studien über die Gattung *Volvox* (Pringsheim's Jarburch. fur wiss. Botanik. 1889. Band XX. heft 2.)

Les colonies mâles ont trente-deux cellules et ressemblent, au début, aux colonies ordinaires, mais l'aspect change bientôt ; dans chacune des cellules, le protoplasma se divise par des bipartitions suivant un axe unique, en seize, trente-deux ou soixante-quatre cellules qui restent unies ensemble en un disque; ces cellules sont allongées suivant l'axe ; elles montrent deux longs cils ; le disque présente une belle couleur jaune ; ce disque est séparé de la paroi de la cellule par un assez large espace dans lequel il s'agite (Fig. 11). La paroi de la colonie mère se rompt et les disques s'échappent, entourés par une mince enveloppe qui disparaît un peu plus tard ; ils nagent ainsi assez longtemps en se dirigeant dans les cultures du côté de la lumière : finalement, chacun des anthérozoïdes composant le disque devient libre ; il est très mobile ; son protoplasma se contracte avec la plus grande facilité ; la couleur jaune est localisée à la partie postérieure du corps ; le noyau est légèrement antérieur ; il y a deux longs cils à l'avant et une vacuole contractile. Ces anthérozoïdes conservent leur activité pendant longtemps.

Les colonies femelles sont beaucoup plus nombreuses que les colonies mâles ; elles s'arrêtent, perdent leurs cils et l'enveloppe commune se gélifie.

A l'époque où j'ai fait ces observations, je pensais que la conjugaison des anthérozoïdes et des oosphères avait été vue dans tous ses détails ; je n'accordai donc qu'une faible attention à cette partie du développement. Cependant, M. Goroschankin seul a vu une fois la partie antérieure d'un anthérozoïde s'unir à la partie antérieure d'une oosphère. Il me paraît certain que la conjugaison doit être complète, qu'il y a un mélange des deux protoplasmes et fusion des noyaux.

Les oospores perdent bientôt leur couleur verte, elles se recouvrent d'une forte membrane, grossissent un peu, deviennent jaunes, puis rouges ; nous verrons tout à l'heure comment elles germent plus tard. Mais auparavant, il nous paraît utile de décrire un autre mode de formation des anthérozoïdes qui est de

nature à nous éclairer sur la valeur et la signification de la reproduction sexuelle chez les *Volvocineæ*.

Soit une colonie de trente-deux cellules (fig. 3), ces cellules se divisent et la division s'opère jusqu'au stade huit ou seize; comme la division ne suit pas une marche parallèle dans toutes les cellules, il en résulte que les unes sont encore entières, alors que d'autres sont partagées en deux, quatre ou huit. La division terminée, les phénomènes suivants se produisent; je les rapporterai en suivant exactement l'ordre des observations.

Le *lundi*, la colonie présente deux cellules mères *a* et *b* renfermant chacune seize anthérozoïdes allongés, de couleur verte; ils sont animés de mouvements très vifs dans la cavité qui les renferme.

Le *mardi*, la plupart des anthérozoïdes de *a* ont réussi à sortir, ceux de *b* sont toujours très actifs. En même temps, dans une troisième cellule mère *c*, les cellules filles encore globuleuses s'orientent suivant une circonférence, puis commencent à se mouvoir lentement dans la cavité qui les renferme; elles sont vertes, ont deux cils et un point rouge.

Le *mercredi*, les anthérozoïdes de *b* réussissent à leur tour à se dégager; leur plasma se contracte avec la plus grande facilité et sauf leur couleur qui reste verte, ils ressemblent complètement aux anthérozoïdes ordinaires; en *c*, les cellules accélèrent leurs mouvements et leur forme tend à s'allonger; dans une quatrième cellule *d*, les cellules filles commencent également à se mouvoir.

Les mêmes phénomènes se reproduisent les jours suivants pour chacune des cellules de la colonie.

Il n'y avait pas à en douter, la colonie étudiée était bien une colonie mâle; les anthérozoïdes mis en liberté ressemblaient en tout, sauf pour la couleur qui restait verte, aux anthérozoïdes normaux.

Ces faits nous montrent clairement que chez l'*Eudorina* la formation préalable d'un disque n'est pas nécessaire à la production d'anthérozoïdes, que des cellules vertes, globuleuses,

semblables d'aspect aux cellules végétatives et aux oosphères peuvent donner naissance *directement* aux anthérozoïdes. La reproduction sexuelle des Volvox se faisant d'une manière identique à celle des *Eudorina*, on est en droit de conclure : La reproduction sexuelle des *Eudorina* et des *Volvox* est une modification sans importance de l'isogamie telle qu'on la connaît chez les *Pandorina* et la plupart des Chlamydomonadinées.

La germination des œufs d'*Eudorina* n'est pas connue ; aussi avons-nous essayé de l'obtenir ; ces œufs étaient en quantité assez considérable, mais ils étaient mélangés à de nombreux filaments d'algues ; leur couleur verte au moment de la conjugaison était devenue jaune, puis rouge ; à l'automne, ces œufs ont augmenté sensiblement de volume ; en même temps, la membrane s'élargissait beaucoup en montrant des stries concentriques ; beaucoup de ces oospores ont divisé leur protoplasma en deux (fig. 6-7) tout en conservant leur couleur ; parfois les cellules prenaient une couleur verte et l'une d'elles présentait l'aspect d'une mûre (fig. 9), mais généralement les choses en restaient là : une fois j'ai observé cependant la germination d'un œuf en trois colonies qui se sont dégagées par rupture de la membrane et sont restées longtemps immobiles à côté de cette membrane (fig. 10), une autre fois je n'ai vu l'œuf produire qu'une seule colonie, qui s'est échappée de l'enveloppe, abandonnant un reste de protoplasma ; je n'ai pu suivre la marche des divisions successives qui donnaient naissance à la colonie.

En résumé, bien que la germination des œufs n'ait pas eu lieu dans des conditions favorables, on voit que ces oospores sont capables de donner plusieurs colonies. Il se peut que, dans le développement normal, le protoplasma provenant de la division de l'œuf, au lieu de donner immédiatement naissance à une nouvelle colonie, ait une période d'activité comme dans les *Pandorina* ; il est plus probable cependant, d'après les ressemblances étroites qui existent dans la reproduction sexuelle chez les *Eudorina* et les *Volvox*, que la phase zoospore n'existe pas. On sait, en effet, d'après un travail de M. Henneguy, que l'œuf

du *Volvox globator* donne directement une nouvelle colonie à côté de la coque épineuse (1).

Nous avons également étudié dans cette famille le *Gonium pectorale* et le *Gonium tetras ;* mais les résultats sont restés trop insuffisants pour mériter une mention spéciale.

IV

Tetrasporeæ

Les caractères communs aux espèces de ce groupe sont : cellules immobiles pendant la période végétative, plongées dans une masse gélatineuse ; multiplication par bipartitions répétées du protoplasma ; à un certain moment, mise en liberté des cellules sous forme de zoospores à deux cils, possédant quelquefois un point rouge et des vacuoles pulsatiles ; selon les genres, il y aurait conjugaison de gamètes *Tetraspora* ou formation de kystes *Gloeocystis* (2).

Les espèces de ce groupe se distinguent des *Pleurococcaceæ* par la présence de zoospores et des *Chlamydomonadineæ* par l'immobilité de la cellule pendant la période végétative ; c'est là que nous avons cru devoir placer au moins provisoirement un genre nouveau d'algues qui est remarquable à plus d'un titre.

Schrammia barbata sp. nov. (3)

(Pl. VII, fig. 12 a-j)

Cette algue est formée par des colonies de quatre cellules, quelquefois deux, rarement huit ; elles sont entourées d'une masse gélatineuse plus ou moins épaisse, ces cellules sont

(1) Henneguy (Bullet. Soc. philomatique. Paris, 1878).

(2) Voir : P. A. Dangeard. Recherches sur les algues infér., loc. cit., p. 164.

(3) Genre dédié à Schramm qui a tant contribué à faire connaître les algues de Cayenne et de la Guadeloupe.

sphériques ou légèrement allongées ; elles ont une couleur glauque, parfois même bleue, aussi avions-nous pensé au début avoir affaire à une Cyanophycée. Ces colonies ont une face antérieure et une face postérieure (fig. 12, *a*, *b*, *c*) ; à la partie antérieure se trouvent des appendices hyalins en forme de poils qui donnent à la colonie un aspect spécial ; il y a de un à quatre appendices par cellule ; ils partent de la cellule, à la partie antérieure et non de la masse gélatineuse elle-même ; l'acide sulfurique après action de l'iode, bleuit très nettement cette dernière, alors que les poils rougissent faiblement et disparaissent rapidement; ces appendices peuvent se ramifier (fig. 12, *a*). Ils proviennent d'une sécrétion gommeuse très active localisée à la partie antérieure de la cellule ; leur largeur à la base atteint 3 ou 4 μ ; elle peut être beaucoup plus faible ; quant à la longueur, elle devient souvent très considérable.

La structure de la cellule est fort simple ; le protoplasma est finement granuleux, renferme de l'amidon ; au milieu se trouve un espace incolore dans lequel se trouve un noyau nucléolé ordinaire (fig. 12, *j*), il est difficile de savoir si la couleur bleue de la cellule n'est qu'une modification de la chlorophylle ou si on se trouve réellement en présence de phycocyanine comme dans les Cyanophycées proprement dites ; je me rangerais volontiers à cette dernière opinion.

C'est à cet état que j'ai rencontré cette algue pour la première fois dans des cultures ; depuis je me suis assuré qu'elle est très commune aux environs de Caen, au milieu des *Chara*, dans les marais ; mais elle est souvent engagée au milieu d'autres organismes qui masquent la présence des appendices caractéristiques ou ne permettent pas de voir facilement leurs relations ; je l'ai confondue pendant longtemps avec une espèce quelconque de *Chroococcus*.

J'ai reconnu en l'étudiant attentivement qu'elle se présente également sous un aspect tout à fait spécial : autant que j'ai pu en juger, la différence tient surtout à la nature du milieu ; si l'eau renferme beacoup de calcaire, le *Schrammia* peut s'entourer

d'une coque opaque, très épaisse, hérissée de petites aiguilles enchevêtrées (fig. 12, *f*) ; à cet état, les cellules sont masquées par l'enveloppe et la colonie a tout l'air d'être une concrétion quelconque (fig. 12, *i*) ; c'est ce qui explique pourquoi elle peut passer inaperçue sous cette forme ; parfois cependant on aperçoit à l'intérieur de la coque les cellules dont le nombre varie de un à quatre ; elles ont conservé leur couleur normale mais la coque est de couleur brun rougeâtre ; ces cellules redeviennent libres plus tard par rupture de cette enveloppe.

Il est facile de s'assurer de la nature des aiguilles qui se trouvent dans la membrane ; l'acide acétique les dissout avec effervescence ; ce sont donc des cristaux de carbonate de chaux ; il ne reste plus après l'action du réactif que la gaine gélatineuse ordinaire.

On pourrait à la rigueur avancer que nous décrivons sous un même nom deux algues différentes ; mais on reconnaît fort bien en examinant le développement qu'il y a là une seule et même espèce ; d'ailleurs, s'il restait un doute, il devrait disparaître ; il n'est pas rare, en effet, de rencontrer à la partie antérieure des colonies encroûtées de calcaire, les appendices hyalins caractéristiques, (fig. 12, *f*) Ces appendices ressemblent complétement à ceux des colonies ordinaires, sauf leur taille qui est généralement plus faible.

Nous avons placé cette algue dans une famille qui possède des zoospores ; le *Schrammia* en effet sans aucun doute dissémine par des spores mobiles ; nous en avons observé une très grosse à la fin de la période d'activité. Elle s'est entourée d'une membrane et s'est divisée les jours suivants en deux, puis en quatre cellules ; malheureusement nous n'avons pu voir la manière dont se forment ces zoospores et le nombre des cils : tout nous porte à croire cependant que chaque cellule ne fournit qu'une seule zoospore ; ce point exige de nouvelles recherches.

On peut donner du genre *Schrammia* la diagnose suivante :

Schrammia gen. nov.

Les colonies sont de deux, ou le plus souvent de quatre cellules : ces cellules ont une couleur glauque ou bleue qui les fait ressembler à une Cyanophycée ordinaire ; leur diamètre varie entre 5 et 16 μ, elles sont entourées d'une enveloppe gélatineuse commune à stries concentriques et d'une membrane propre ; à leur partie antérieure, elles portent de un à quatre longs appendices hyalins, parfois ramifiés ; la gaine peut prendre une couleur brun rougeâtre, s'imprégner de carbonate de chaux et former une coque opaque, très épaisse, souvent hérissée de petites aiguilles de carbonate ; cette coque se brise plus tard pour mettre les cellules en liberté.

Reproduction par zoospores à étudier à nouveau. Une seule espèce : *Schrammia barbata*, très commune aux environs de Caen.

Il est remarquable de voir qu'il s'établit entre les Chlorophycées et les Cyanophycées des points de contacts assez étroits pour qu'il soit difficile de se prononcer à un premier examen ; on peut prévoir le moment où les Cyanophycées ne constitueront plus un groupe isolé, sans aucune relation avec les autres familles d'algues.

V

Pleurococcaceæ

Les espèces qui composent ce groupe ont perdu la propriété de former des zoospores ; elles se distinguent par là des *Tetrasporeæ* ; il en résulte une conséquence importante, c'est la disparition probable de tout acte sexuel ; chaque cellule est susceptible de s'enkyster ; la formation de nouvelles cellules a lieu par des bipartitions répétées. Ces cellules sont libres ou plongées dans une masse gélatineuse (1).

(1) Voir : P. A. Dangeard. Recherches sur les Algues inf., loc. cit. p. 165.

Les *Pleurococcaceæ* ainsi comprises paraissent descendre directement des *Chlamydomonadineæ*, des *Tetrasporeæ* ou bien encore des *Volvocineæ*; il y a donc là un groupe qui est et qui restera encore longtemps hétérogène; il sera toujours facile de le sectionner lorsqu'il sera bien connu.

Nous décrirons tout d'abord un nouveau genre qui paraît descendre directement des *Volvocineæ*.

1° **Hariotina** (1) **reticulata** sp. nov.

(Pl. VII, fig. 15-17)

Cette algue a été recueillie dans le bassin central du jardin botanique de Caen; elle se présentait généralement sous une forme qui rappelait beaucoup celle d'un *Pandorina* dont toutes les cellules ont donné naissance à une nouvelle colonie (fig. 15); il y avait en effet un certain nombre de sphères vertes comprenant chacune quatre, huit ou seize cellules; ces sphères étaient réunies ensemble par des filaments irréguliers en réseau. Pour se rendre compte de cette structure singulière, on peut essayer de suivre le développement de l'une de ces sphères en particulier.

La membrane qui recouvre les cellules est épaisse et elle présente à sa surface des aspérités, des épaississements disposés irrégulièrement; les cellules sont sphériques; le protoplasma est recouvert par une mince membrane; il est granuleux, coloré en vert par de la chlorophylle sans chromatophores spéciaux apparents; au centre de la cellule se trouve le noyau; l'amidon est disséminé dans le protoplasma en fins granules.

Chacune des cellules de cette sphère, se divise par bipartition, en quatre, huit ou seize cellules; la membrane subit un accroissement correspondant et montre bientôt des aspérités comme la sphère primitive. La formation des nouvelles colonies ne s'opère pas généralement d'une façon parallèle dans toutes les cellules; les premières formées brisent l'enveloppe commune (fig. 16); les

(1) Je dédie ce genre à M. Hariot, bien connu par ses travaux sur les algues.

autres font de même à mesure qu'elles se développent ; et ce sont les débris de l'enveloppe qui, persistant, retiennent ensemble les nouvelles colonies ; ce sont les épaisissements que nous avons signalés à la surface de la membrane de la colonie mère qui forment le réseau caractéristique reliant entre elles les colonies filles ; ce sont des sortes de lanières incolores, souvent déchiquetées, s'entrecroisant en larges mailles.

A un moment quelconque de ce développement, les cellules peuvent s'enkyster ; le protoplasma perd sa couleur verte ; il devient rapidement jaunâtre ; à cet état, les cellules conservent leur disposition en colonies ; mais elles sont parfois mises en liberté par des influences étrangères qui détruisent les membranes ; dans l'un et l'autre cas, elles recommencent à végéter normalement aussitôt que les circonstances favorables reviennent.

En résumé, nous avons affaire ici à une *Pleurococcaceæ,* à un stade d'évolution voisin de celui des *Volvocineæ ;* comme dans les autres *Pleurococcaceæ*, la différenciation s'est accusée par la disparition des cils et la facilité relative de l'enkystement ; ce genre se rapproche peut-être du *Dictyosphærium ;* mais ce dernier est si mal connu qu'une comparaison même superficielle est impossible.

On peut donner du genre *Hariotina* la diagnose suivante :

Hariotina gen. nov.

Colonies vertes, sphériques, de quatre, huit ou seize cellules réunies sous une membrane commune ; cette membrane présente à sa surface des épaississements localisés en réseau. Chaque cellule de la colonie donne par bipartitions successives une colonie fille ; ces dernières restent unies entre elles par des sortes de lanières s'entrecroisant et formant un réseau à larges mailles ; ces lanières proviennent des épaississements de la membrane de la cellule mère.

L'enkystement est très fréquent : il se produit à n'importe quel stade du développement, la division des cellules recommence au retour des conditions favorables.

Une seule espèce, *Hariotina reticulata*. Habitat : bassin du jardin botanique de Caen.

Gomphosphaeria aurantiaca Bleisch

(Pl. VII, fig. 18, a, b, c)

Cette algue doit être peu connue, on en trouve la description suivante dans l'ouvrage de Rabenhorst (1). *G. aurantiaca, cellularum familiis 5-8/400 mm. longis, cellulis singulis 7/400 mm. longis, 3/400 mm. latis. Color aurantiacus post mortem in viridem mutatus* (in Rabenh. alg. n° 1810).

Elle est placée avec une seconde espèce. le *Gomphosphaeria aponina* dans les Cyanophycées.

Etudions-là avant de discuter sa place dans la classification. On trouve les colonies de cette algue flottant à la surface de l'eau ; leur forme est très irrégulière, leur surface hérissée, mamelonnée, striée ; elles se rencontrent isolées, ou réunies plusieurs ensemble, par suite de la fragmentation lente d'une colonie primitive : il en résulte des assemblages plus ou moins bizarres (fig. 18, *a*). On est d'autant plus embarrassé, pour interpréter la nature de ces productions qu'il est absolument impossible de distinguer sans réactif les cellules qui composent ces colonies ; l'enveloppe est excessivement épaisse ; ses couches superficielles sont fortement cutinisés ; elles résistent même à l'action de l'acide azotique et ne se dissolvent que dans l'acide chromique concentré ; les couches internes n'ont pas subi la même modification, elles sont de nature cellulosique et bleuissent par l'action successive de l'iode et de l'acide sulfurique ; enfin, à la surface de la membrane on trouve souvent, en plus ou moins grande quantité, des concrétions calcaires qui se dissolvent avec effervescence, au moyen de l'acide acétique, elles ont la forme d'aiguilles, de bâtonnets, de crochets, etc.

Ces colonies sont colorées en vert par de la chlorophylle ;

(1) L. Rabenhorst. Flora europæa Algarum aquæ dulcis et submarinæ, p. 418.

d'autres colonies sont de couleur orangée ; elles sont parfois mêlées aux précédentes ; plus souvent, on les trouve hors de l'eau, tapissant les parois des flacons de culture.

D'après la description donnée dans l'ouvrage de Rabenhorst, la couleur normale des colonies serait orangée ; les colonies vertes seraient mortes (*color aurantiacus post mortem in viridem mutatus*) (1).

C'est là une erreur ; il est facile de s'assurer que l'algue, lorsqu'elle est verte, se divise activement ; son protoplasma a toutes les réactions du protoplasma vivant : la chorophylle peut être extraite par l'alcool mais tandis qu'il y a peu d'amidon dans les colonies vertes, il en existe au contraire beaucoup dans les colonies orangées ; l'existence de ces dernières est liée de préférence à un habitat particulier : elle n'exige qu'une humidité modérée ; ces colonies n'ont probablement qu'une vie très peu active, en rapport avec ce milieu.

Pour se rendre compte de la structure de cette algue, il faut de toute nécessité employer les réactifs : de plus, au lieu de monter les préparations dans la glycérine, il est nécessaire de choisir le baume : on arrive ainsi à voir que chaque colonie renferme un grand nombre de petites cellules allongées, pressées les unes contre les autres, plus larges vers la surface (fig. 18, *c*) ; ces cellules se divisent par bipartitions successives. C'est une disposition identique à celle que l'on trouve dans le *Gomphosphaeria aponina ;* elles ont en largeur 2 à 3 μ, en longueur 5 à 6 μ.

Le genre *Gomphosphaeria* est placé dans les Cyanophycées, près des genres *Caelosphaerium* et *Merismopedia ;* nous venons de voir que la seconde espèce du genre est une véritable Pleurococcacée ; on devra créer un nouveau genre pour cette espèce, si le *Gomphosphaeria aponina* est bien une Cyanophycée ; mais la chose n'est pas prouvée et il pourrait se faire que ce fût simplement une Chlorophycée glauque comme le *Schrammia barbata ;* dans ce cas, on n'aura qu'à transporter le genre lui-même tout entier dans les *Pleurococcaceæ*.

(1) Rabenhorst. *loc. cit.*

En résumé, il est certain que le *Gomphosphaeria aurantiaca* n'est pas une Cyanophycée ; on sait d'ailleurs que chez les Cyanophycées, le noyau est fort difficile à colorer ; dans le *Gomphosphaeria*, après l'action de l'hématoxyline, on le voit très nettement quoiqu'il soit fort petit ; il est placé à peu près au tiers supérieur de la cellule (fig. 18, *c*); cependant, cette position ne paraît pas constante.

3° **Palmella hyalina** Bréb.

(Pl. VII, fig. 13, a, b, c, d)

Cette espèce a été découverte par M. de Brébisson (1). Je l'ai retrouvée très abondante dans les marais ; elle avait l'aspect d'un *Tetraspora*. L'étude de son développement présente un assez grand intérêt et pourra contribuer à faire mieux connaître le genre *Palmella*.

Les cellules sont sphériques, elles ont 2 à 4 μ de diamètre ; elles sont largement espacées dans une couche de gélatine en membrane, dont elles occupent la surface (fig. 13, *a*).

En colorant à l'hématoxyline, on s'aperçoit que la couche gélatineuse n'est pas homogène ; elle présente, vue de face, un dessin assez régulier formé par des losanges ; le milieu de chacun d'eux est occupé par une cellule ; le losange correspond à la gélatine sécrétée par la cellule elle-même ; la régularité du dessin ne se trouve modifiée que par la division qui s'opère dans ces cellules (fig. 13, *b*) ; il en résulte deux nouvelles cellules qui s'éloignent lentement l'une de l'autre à mesure que la sécrétion gélatineuse se produit : la division se faisant dans un plan, les colonies restent membraneuses.

Malgré la petitesse des cellules, il est relativement facile de mettre en évidence le noyau ; il est petit, entouré par un protoplasma granuleux.

En cultivant cette espèce, on observe bientôt des modifications

(1) De Brébisson. Algues des environs de Falaise, p. 39.

assez grandes ; la couche gélatineuse perd sa structure et les cellules augmentent considérablement de volume, prennent une forme elliptique ; le protoplasma devient homogène, acquiert une teinte jaunâtre et montre trois ou quatre petits globules oléagineux ; c'est, à n'en pas douter, la phase d'enkystement (fig. 13, *c*); la gélatine se dissolvant dans l'eau, les cellules peuvent devenir libres.

Les *Palmella* sont si imparfaitement connus dans leur développement qu'il serait prématuré de vouloir retirer de ce genre le *Palmella hyalina* ; mais on voudra bien remarquer que cette disposition régulière en membrane et cette structure de la couche gélatineuse ne paraissent point exister dans la plupart des autres espèces du genre.

Placosphæra opaca sp. nov.

(Pl. VII, fig. 14, a, b, c, d)

Cette espèce habite au milieu des *Chara* ; elle se présente sous la forme de cellules isolées, sphériques, parfois légèrement elliptiques; leur diamètre est de 24 μ environ. La coque est épaisse, imprégnée de calcaire ; en coupe optique elle se montre striée par des aiguilles de carbonate ; vue de face, sa surface présente des dessins irréguliers en pointillé ; une membrane ordinaire recouvre directement le protoplasma. Ce dernier est coloré en vert par de la chlorophylle et contient de nombreux grains d'amidon ; un pyrénoïde occupe le centre de la cellule ; le noyau est un peu plus gros, sur le côté.

Il arrive parfois qu'une abondante sécrétion de gélatine se produit ; la première coque calcaire se trouve rejetée assez loin, brisée, et une seconde entoure directement la cellule.

Chaque cellule se reproduit très lentement en donnant par division, deux, quatre, très rarement huit cellules (fig. 14, b, c, d, qui sont mises en liberté par rupture de la coque ; les débris se trouvent sur le côté.

Quoique le nom du genre *Nephrocytium* semble impliquer une

forme spéciale de la cellule, nous n'aurions pas cru devoir créer un nouveau genre pour cette espèce, si son développement avait coïncidé avec celui du *Nephrocytium agardhianum*, tel que nous l'avons décrit (1); c'est néanmoins tout à côté qu'il devra prendre place avec la diagnose suivante.

Placosphæra gen. nov.

Cellules sphériques, parfois légèrement elliptiques; diamètre 20 à 30 μ. Coque calcaire recouvrant la membrane. Protoplasma coloré en vert, pyrénoïde central; nombreux grains d'amidon, production de gélatine dans certains cas; noyau placé un peu sur le côté.

Reproduction lente par division en deux, quatre ou huit cellules qui sont mises en liberté par rupture de la coque.

Une seule espèce: *Placosphæra opaca*.

Habitat: marais aux environs de Caen.

VI

Hydrodictyeæ

Cette famille se détache des *Volvocineæ;* les affinités qu'elle présente avec ces dernières sont si étroites que quelques auteurs réunissent ensemble sous le nom de Cénobiées *Volvocineæ* et *Hydrodictyeæ* (2).

Le terme le plus élevé de la famille paraît être représenté par les *Hydrodictyon* et les *Pediastrum ;* il y a formation de zoospores mobiles pendant un certain temps ; plus tard ces zoospores s'associent en colonies; on observe également des gamètes mobiles qui se conjuguent comme celles des *Chlamydomonadineæ*;

(1) P. A. Dangeard. Recherches sur les Algues infér., loc. cit., p. 159.
(2) Van Tieghem. Traité de Botanique, p. 1122.

mais déjà dans cette famille la différenciation végétale est très accentuée ; les colonies ne sont plus mobiles ; les cellules qui les constituent perdent leurs cils. De plus, la phase zoospore est supprimée peu à peu et dans les *Scenedesmus* elle n'existe plus ; on touche aux *Pleurococcaceæ ;* la conservation de l'être ne pouvant plus se faire par œufs, les cellules pour lutter contre les conditions défavorables s'enkystent ; l'étude du genre *Polyedrium* va offrir un nouvel exemple de ce fait.

1° Polyedrium trigonum

(Pl. VI, fig. 34)

Ce genre a été créé par M. Naegeli (1), sa reproduction n'est pas connue.

On sait que M. Pringsheim a vu les zoospores provenant de la germination de l'œuf d'Hydrodictyon, se fixer, s'entourer d'une membrane de cellulose et prendre la forme d'un *polyédre* étoilé ; ce polyédre donne plus tard des zoospores qui s'associent en réseau et donnent la première colonie issue de l'œuf d'Hydrodictyon. M. Pringsheim est ainsi conduit à douter de la validité du genre *Polyedrium* (2).

« Die von mir gefundenen polyeder des Wassernetzes sind zwar noch vollig neu ; dagegen glaube ich die Polyeder anderer arten dieser Familie, vorzugsweise vielleicht die der Gattung *Pediastrum* in formen zu erkennen, welche Nageli als eine eigene neue Gattung unter dem namen *Polyedrium* beschrieben hat. Um an diese Nageli'sche Gattung zu erinnern habe ich die isolirten Generationen des Wassernetzes Polyeder genannt.

» Die kenntnis der formen, welche die Gattung Polyedrium bei Nageli bilden, geht nicht über die Bekanntschaft mit der ausseren Gestalt hinaus und eben deshalb glaube ich sie mit mehr Recht in meinem Sinne als die erten isolirten Generatio-

(1) Naegeli. Gatt. einz. algen. Zurich, 1849.

(2) Pringsheim. Ueber die Dauerschwarmer des Wassernetzes (Monatsb. der Berl. Acad. 1860).

nen einiger arten aus der Familie der Hydrodictyeen deuten zu dürfen ». Pringsheim loc. cit.

Tout récemment, M. Askenay a décrit (1) comment un *Polyedrium* qu'il désigne sous le nom spécifique de *polymorphum*, donne naissance au *Pediastrum Boryanum*; il a observé les œufs; il est certain, dit-il, que ces œufs après un temps de repos, donne dans l'*Hydrodictyon* des zoospores qui fournissent le *Polyedrium* du début.

On serait donc tenté de croire que les *Polyedrium* ne sont qu'un état des *Hydrodictyon* et des *Pediastrum*.

Notons que de Bary pensait que le *Polyedrium enorme*, pouvait donner par division de jeunes individus, mais sans l'avoir démontré directement (2).

Il était donc nécessaire de faire de nouvelles observations à ce sujet ; une espèce que nous rapporterons au *Polyedrium trigonum* a été cultivée pendant plus d'un an en cellule humide et la reproduction a été observée un grand nombre de fois et à diverses reprises.

Le corps a un contour nettement triangulaire ; il est entouré d'une membrane épaisse ; les angles sont, selon les individus que l'on observe, munis d'une petite pointe, ou mutiques (fig. 34, *a*, *b*, *c*) ; sur les formes jeunes, les côtés sont légèrement concaves ; sur les individus âgés, ils sont bombés ; le protoplasma est coloré uniformément en vert par de la chlorophylle ; il renferme un corpuscule amylifère central ; tout autour se trouve de l'amidon ; la largeur moyenne de la cellule est de 8 à 10 μ.

Au moment de la reproduction, le volume de la cellule augmente ; le protoplasma devient très dense ; les côtés se bombent ; une première bipartition se fait ; la membrane se rompt en deux valves ; le protoplasma se partage en un nombre plus ou moins grand d'individus, ordinairement huit ou seize (fig. 34, *e*, *f*, *g*, *h*, *i*, *j*) ; ils sont entourés par les deux valves écartées et par la

(1) E. Askenay. Uber die Entwickelung von Pediastrum (Berichte der deutschen Botanischen Gesellschaft. Heft 3. 1888).

(2) De Bary. Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig, 1858.

couche interne de la cellule qui s'est dilatée et forme une large ampoule, leur forme est triangulaire ; ils se recouvrent d'une membrane et en se développant, ils finissent par rompre la membrane et se trouvent mis en liberté ; ces cellules filles ne diffèrent en aucune façon, sauf la grosseur, de la cellule mère (fig. 34, *i*).

Cette reproduction a été observée, je le répète, un grand nombre de fois, et il ne peut rester aucun doute sur l'autonomie de l'espèce étudiée.

L'enkystement se produit très fréquemment comme dans les *Scenedesmus ;* les cultures réalisent fréquemment des conditions défavorables à la vie de cette algue ; on voit alors les cellules perdre leur couleur verte, se gorger d'amidon et d'huile et passer à l'état de vie latente.

En résumé, il est bien prouvé que le genre *Polyèdrium* doit être conservé ; nous ne pouvons, on le comprend, contester la justesse des observations de M. Askenay ; il est bien possible en effet que certains états des *Pediastrum* ressemblent aux *Polyedrium ;* peut-être même quelques-uns d'entre eux ont-ils été décrits comme espèces ; mais cela me paraît encore tout à fait problématique.

Le genre *Polyedrium* dont tout le développement paraît se résumer dans la description qui précède, devra être placé à côté des *Scenedesmus :* ces deux genres ont un caractère commun qui constitue une exception dans les *Hydrodictyeæ ;* la phase zoospore est supprimée ; il en résulte l'absence de toute sexualité ; ces caractères pourraient conduire à placer ces genres dans les *Pleurococcaceæ :* tout bien considéré, il me semble encore préférable de ne pas les éloigner des *Pediastrum*, des *Sorastrum*, avec lesquels ils ont certainement d'étroites affinités.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE VI

Anisonema viridis sp. nov., fig. 1-10

Fig. 1. Forme normale des zoospores.
Fig. 2, 3, 4. Autres formes.
Fig. 5-6. Division longitudinale à l'intérieur d'une masse de mucilage.
Fig. 7. Cellule entourée d'une large enveloppe gélatineuse à stries concentriques.
Fig. 8. Cellule sphérique montrant le noyau au centre et la vacuole contractile sur le côté, sous l'ectorsaque.
Fig. 9. Zoospore ayant perdu ses cils; large vacuole contractile.
Fig. 10. Zoospore tuée à l'acide osmique; noyau sans nucléo'e.

Peranema trichophorum Ehr., fig. 11-14

Fig. 11. Une zoospore pour montrer l'ébauche du tube digestif.
Fig. 12. Pendant la division.
Fig. 13-14. Les deux zoospores qui en proviennent.

Pyramimonas Tetrarynchus Schmarda., fig. 15-24

Fig. 15-18. Formes diverses des zoospores.
Fig. 19-21. Pendant la division.
Fig. 22. a, b, c, d. Zoospores vues par l'avant, suivant la direction de l'axe longitudinal ; e, f, g, pendant la division; mode de formation des nouveaux cils.
Fig. 23-24. Formation du kyste.

Corbierea vulgaris sp. nov., fig. 25-31

Fig. 25-26. Zoospores.
Fig. 27-28. Sporanges.
Fig. 29. a, b. Conjugaison des gamètes; c, oospore; d, oospore anormale; e, f, g, h, germination de l'oospore; i, zoospores qui en proviennent.

Fig. 30. a, structure de la zoospore; c, d, e, divers états de la conjugaison des noyaux dans l'œuf; ils n'ont point de nucléole.
Fig. 31. Zoospore gorgée de nourriture et cellule au repos.

Phacotus angulosus Stein, fig. 32

Fig. 32. c, Zoospore; a, formation des gamètes; b, gamètes; d, conjugaison des gamètes; e, jeunes oospores.

Phacotus lenticularis Ehr. (Stein)

Fig. 33. Zoospores et sporanges.

Polyedrium trigonum Naeg., fig. 34

Fig. 34. a, e, d, formes diverses des individus; b, cellule montrant au centre un pyrénoïde; c, f, g, h; différents stades de la division; j, i, sporange mûr et sporanges laissant échapper les spores.

PLANCHE VII

Pandorina morum Bory, fig. 1-2

Fig. 1. Colonie mère renfermant plusieurs colonies filles au stade *Gonium*.
Fig. 2. Schéma indiquant l'ordre dans lequel se font les divisions successives.

Eudorina elegans Ehr., fig. 3-11

Fig. 3. Colonie mâle. Les anthérozoïdes se forment sans production préalable d'un disque; ils conservent leur couleur verte et sont d'abord ovales; ce n'est que plus tard qu'ils prennent une forme allongée.
Fig. 4. Colonie femelle de quatre individus.
Fig. 5. Jeunes oospores.
Fig. 6.-7. Oospores dont le protoplasma s'est divisé en deux.
Fig. 8. Oospore dont la membrane s'est rompue en un point.
Fig. 9-10. Germination de l'oospore en plusieurs colonies.
Fig. 11. Un disque ordinaire d'anthérozoïdes; a, anthérozoïdes libres.

Schrammia barbata, sp. nov., fig. 12

Fig. 12. a, colonie ordinaire avec ses appendices; b, jeune colonie de deux cellules: c, colonie plus âgée; d, zoospores à la période d'activité; e, divi-

sions en deux ; f, g, h, i, colonies encroutées de calcaire ; j, une cellule avec son noyau central.

Palmella hyalina Brébisson, fig. 13

Fig. 13. a, Algue vue à un faible grossissement ; b, disposition des cellules dans la gélatine ; c, kystes ; d, cellules disposées à la surface, montrant leurs noyaux.

Placosphæra opaca sp. nov., fig. 14

Fig. 14. a, cellule ordinaire : le noyau est un peu latéral et le pyrénoïde se trouve au centre ; il n'est pas indiqué ici ; b, c, d, mode de reproduction et mise en liberté des cellules.

Hariotina reticulata sp. nov., fig. 15-17

Fig. 15. Colonies réunies ensemble par des filaments formant un réseau à larges mailles.
Fig. 16-17. Mode de formation de ces colonies ; sur le côté, cellules isolées.

Gomphosphæria aurantiaca Bleisch, fig. 18

Fig. 18. a, aspect des colonies ; b, structure de ces colonies ; c, cellules montrant la position du noyau.

RECHERCHES

DE

MORPHOLOGIE ET D'ANATOMIE VÉGÉTALES

Par M. P.-A. DANGEARD

Ce travail comprend trois chapitres :

Le premier traite de la nature de l'axe ;

Le deuxième est une étude anatomique des *Pinguicula* ;

Le troisième est une monographie anatomique du genre *Acanthophyllum*.

I

De l'axe en général

C'est le plus souvent au moyen de caractères tirés de la disposition du système conducteur que l'on cherche à caractériser l'axe ; mais chaque fois que l'on veut, dans cette direction, formuler des règles générales, on se heurte fatalement à de nombreuses exceptions ; c'est ce qui nous a engagé à chercher d'un autre côté.

Il y aurait grand avantage, pensons-nous, à revenir à la théorie de Gaudichaud sur la constitution de la plante : on sait que, pour ce savant, la feuille constitue un individu distinct, qu'il désigne du nom de « phyton » (1).

Nous avons été amené à reprendre ces idées dans nos recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine chez les Dicotylédones :

« Des modifications peuvent se produire dans la structure de

(1) Voir : Duchartre. Eléments de Botanique, 2e édition, p. 387.

la tige primaire à un même niveau. Il est commode pour les comprendre d'envisager la tige primaire comme le résultat d'une union intime des pétioles,.. Le nom de traces foliaires est réservé généralement aux faisceaux libéro-ligneux qui descendent des feuilles : en réalité on doit considérer les *traces foliaires conjonctives* et les *traces foliaires* libéro-ligneuses » (1).

Il est nécessaire de préciser davantage; plusieurs des idées de Gaudichaud ne peuvent plus être admises aujourd'hui : il faut les remplacer par d'autres : c'est ce que nous allons faire dans un exposé rapide qui présente, comme on le verra, des différences sensibles, avec tout ce qui a été dit jusqu'ici de l'axe.

L'organe foliaire, le « phyton » constitue une individualité comprenant :

1° une partie caulinaire,

2° une partie appendiculaire.

A la première, nous donnerons le nom de « rachis » : on a distingué jusqu'ici, sous ce nom, le pétiole commun des feuilles composées, l'axe central de l'épi des graminées, des chatons, du régime des palmiers, c'est-à-dire des choses fort différentes : comme ce nom est assez rarement employé d'ailleurs, il n'y a nul inconvénient à lui attribuer la signification suivante que nous lui conserverons désormais.

Le *rachis* est la partie caulinaire des feuilles ; ce sont les rachis, qui par leur coalescence constituent l'axe.

Il arrive assez fréquemment que l'individualité des rachis constituant l'axe se manifeste extérieurement ; cela peut avoir lieu de deux manières :

1° Chaque rachis fait saillie sur l'axe et est séparé de ses voisins par un sillon : le fait est remarquable dans un grand nombre de Conifères appartenant aux genres *Larix*, *Cedrus*, *Araucaria*, *Torreya*, *Taxus*, *Sequoia*, *Thuya*, etc. On ne saurait choisir de meilleur exemple pour montrer, sans le secours de l'anatomie, la constitution de l'axe et l'arrangement des divers rachis entre eux.

(1) Le Botaniste, 1re série, 3e fascicule p. 118.

Cette disposition existe encore bien nette dans quelques Fougères, le *Cyathea medullaris* par exemple et dans plusieurs autres plantes.

2° Chaque rachis est indiqué sur ses bords par une petite aile qui continue inférieurement le limbe de la feuille ; on trouve cette disposition très marquée, on le sait, chez plusieurs genres de Composées : *Cirsium, Carduus, Onopordon* et chez quelques Légumineuses appartenant aux genres *Lathyrus*, *Genista*, etc.

Ces phénomènes, dits de « décurrence »,manifestent hautement en faveur de l'individualité des rachis ; ils sont difficilement explicables avec les idées généralement admises sur la nature de l'axe (1).

La partie appendiculaire du « phyton » ou la feuille proprement dite comprend à son grand complet :

1° un limbe.
2° un pétiole.
3° une gaine.

Enfin le « phyton » peut posséder un organe accessoire, les stipules.

Nous allons maintenant montrer que les modifications qui portent sur le *rachis*, ne sont pas plus grandes que celles qui affectent la partie appendiculaire, la feuille.

Si l'on examine les stolons en général, et la plupart des plantes grimpantes comme les Convolvulacées, quelques Polygonées, on voit que les rachis peuvent atteindre une très grande longueur : cela n'a rien qui puisse nous étonner : le pétiole lui-même est le siège d'un accroissement parfois considérable; pour ne citer qu'un exemple, il suffit d'examiner les pétioles d'une germination d'*Aponogeton distachyus* s'étant développée en eau profonde.

Le rachis peut rester très court et aussi devenir très gros comme dans les rhizomes tuberculeux.

Les plantes dites « acaules » sont des plantes dans lesquelles les rachis du « phyton » sont très réduits : l'axe est alors rudimentaire, mais il existe.

(1) Voir Goebel : Vergleichende entwicklungsgeschichte der Pflanzen organe (Handbuch der Botanik, von Schenk, dritter Band, erste Halfte, p. 212).

Enfin, et c'est là le terme extrême, le rachis peut manquer complétement et la plante est dépourvue d'axe. *Lemna.*

Chacune des parties de la feuille proprement dite est susceptible des modifications offertes par les rachis : elle est réduite à son pétiole (*Strelitzia juncifolia*); elle est réduite à son limbe (feuilles sessiles); elle pourra être transformée en épine dans les *Berberis*, *Ulex*, *Acanthophyllum* etc; ou modifiée de diverses manières (plantes carnivores etc.).

On trouvera de nombreux exemples de ces faits dans les Traités Généraux; mais ce qui doit nous arrêter ici, c'est le cas où la partie appendiculaire du « phyton » vient à manquer complétement.

Lorsque le rachis disparaît, l'axe n'existe plus; toutes les feuilles d'un *Lemna trisulca* qui restent unies ensemble constituent bien une plante : mais l'individualité de chaque « phyton » y atteint son degré le plus élevé.

Un phénomène inverse se passe lorsque la partie appendiculaire se réduit et même arrive à disparaître complétement : la plante ou partie de plante dépourvue de feuilles ne sera plus constituée que par les rachis intimement unis; l'individualité des « phytons » aura fini par disparaître plus ou moins complètement.

On arrive à cet état par de nombreuses gradations; déjà dans les axes d'inflorescences, chez les plantes grasses, dans les rhizomes, la partie appendiculaire du « phyton » est souvent réduite à des écailles; il en est de même chez les *Ephedra* et les *Casuarina* et dans nombre de plantes dites « aphylles » ; un des exemples les plus instructifs à étudier à ce point de vue est celui que nous offrent les *Salsoleae* et les *Salicornieae*, où chez nombre de genres la feuille est presque entiérement disparue ; on y retrouve quand même l'indication du faisceau médian avorté ; le rôle de la feuille est rempli par le rachis qui est parcouru par de nombreuses ramifications vasculaires. (1)

(1) P. A. Dangeard. 1° Sur la gaine foliaire des Salicorniees ; sur l'anatomie des *Salsoleae* (Bull. soc. Botanique, 2e série. tome X. 1888).

Dans plusieurs espèces de Cuscutes, dans les *Bertholletia*, les cotylédons manquent; ce fait ne vient nullement infirmer l'exactitude de la théorie de l'individualité foliaire; plus tard, dans ces plantes, le «phyton» est normal: les «phytons» cotylédonnaires seuls sont réduits à leur rachis.

Avec les *Psilotum*, nous approchons du cas extrême: il n'y a plus dans ces plantes que des émergences parenchymateuses, sans aucun faisceau, mais cette écaille témoigne encore de la présence, dans l'axe, du rachis qui lui correspond, et le fait ne saurait être douteux si l'on compare les *Psilotum* aux *Tmesipteris* qui en sont si voisins.

Que cette dernière trace disparaisse, l'axe sera encore formé par les rachis des « phytons », mais ces derniers ne pourront plus être reconnus, ils ont perdu leur individualité.

Il s'est passé quelque chose d'analogue à ce qui a lieu chez les Myxomycètes; la zoospore, issue de la spore, peut s'unir intimement avec un grand nombre d'autres semblables et constituer un plasmode; qu'est devenue, dans ce plasmode, l'individualité de chaque zoospore? dans quelles limites a-t-elle disparu? C'est ce qu'il est impossible de dire; il en est de même des « phytons » réduits à leur rachis et unis ensemble pour former les stolons des *Nephrolepis*, les rhizomes des *Psilotum*, des *Tmesipteris*.

La nature caulinaire de ces organes est d'ailleurs encore douteuse; mais ils offrent cependant un très grand intérêt, ils nous permettent de comprendre la racine et sa formation dans le temps.

Il est permis de croire en effet que ces stolons, ces rhizomes nous conduisent directement à la racine: les racines seraient des axes ordinaires qui, par leur mode de végétation, sous l'influence du milieu, ont perdu les feuilles proprement dites; dans le « phyton », seuls les rachis auraient persisté. Evidemment les racines ne sont pas des axes caulinaires de Dicotylédones ou de Monocotylédones modifiés; ce développement centripète du protoxylème, l'analogie du cylindre central avec les stèles des Cryptogames vasculaires, indiquent suffisamment que la modification a porté

sur des axes de Cryptogames vasculaires; c'est la conclusion à laquelle nous conduirait également l'étude de la marche de la végétation à la surface du globe.

Il y a là, si je ne me trompe, un fait du même ordre que celui des « métamorphoses foliaires » de la fleur; dans cette dernière, les transformations subies par le « phyton » ont été aussi profondes, mais elles sont plus sensibles et plus faciles à accepter parce que les transitions sont plus nombreuses.

D'ailleurs en ce qui concerne la racine, il y a bien aussi quelques transitions; sans cela, on ne s'expliquerait point les différences d'interprétation de deux savants anatomistes MM. Trécul et Van Tieghem au sujet de la nature caulinaire ou radiculaire des stolons des *Nephrolepis* (1): l'explication est, je pense, dans ce qui précède.

La définition de l'axe, telle que nous la comprenons, s'applique tout aussi bien aux branches qu'à la tige; on pourra distinguer un axe principal et des axes de divers degrés; c'est l'insertion de ces axes entre eux qui a donné lieu à la théorie de l'individualité du bourgeon, théorie soutenue avec talent par Dupetit-Thouars dans ses *Essais sur la végétation*.

Une remarque trouve ici sa place: on sait que, dans l'inflorescence des Crucifères, les bractées finissent graduellement par disparaître; aucun caractère ne permet de dire s'il en est de même du rachis; s'il disparaissait, l'axe serait constitué directement par les axes secondaires; comme ces derniers répondent à la définition, il n'y a là tout au plus qu'une apparence d'exception.

Il est bon d'ajouter que le grand nombre de productions secondaires dont l'axe est le siège chez la plupart des Dicotylédones et chez plusieurs Monocotylédones, viennent masquer ultérieurement sa nature.

On doit se demander si la théorie de l'individualité foliaire

(1) Trécul. Sur la nature radiculaire des stolons des Nephrolepis (Comptes-rendus T. CVII, 1889, nº 21).

Van Tieghem. Sur le pédicule de la racine des Filicinées (Comptes-rendus T. CVII, 1889, nº 22).

peut s'accorder avec nos connaissances actuelles sur l'apparition et le développement de chacune des parties du « phyton ».

En ce qui concerne les « phytons cotylédonnaires », il n'y a qu'à se reporter au développement de l'embryon du *Capsella bursa pastoris* (1); on voit que, de très bonne heure, dans l'embryon, deux parties s'individualisent : elles comprennent chacune une partie caulinaire ou rachis et une protubérance, première trace du cotylédon. L'axe hypocotylé est nettement formé par les rachis des « phytons cotylédonnaires », nous l'avons démontré pour un grand nombre de Dicotylédones (2); nous pouvons étendre cette conséquence aux Gymnospermes, dont nous avons terminé l'étude (3).

Si l'on passe maintenant à l'étude du bourgeon, on voit que l'apparition des mamelons foliaires se fait très rapidement autour du point de végétation : « le phyton foliaire » est théorique dans le *Fontinalis antipyretica* (4); les rachis de chaque feuille, en effet, se distinguent très aisément dans l'axe ; dans d'autres plantes, telles que les *Equisetum*, le *Glyceria spectabilis*, l'*Iris variegata*, la distinction complète *des rachis entre eux dans l'axe*, n'est plus possible ; mais il nous suffit que le tissu de la partie appendiculaire et de la partie caulinaire du « phyton » se continuent insensiblement avec les mêmes caractères et c'est ce qui se produit. Le développement ultérieur des diverses parties du « phyton » a lieu avec des modifications très variables selon les plantes : on sait que l'accroissement terminal cesse généralement de très bonne heure; l'organe se développe alors par une croissance intercalaire qui se localise avec une plus ou moins grande intensité en diverses parties du limbe, du pétiole et du rachis.

La différenciation du système conducteur dans le « phyton », débute généralement à l'union du pétiole et du rachis et s'avance,

(1) Goebel, loc. cit. p. 166-167 et fig. 21.

(2) P.-A. Dangeard. Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine, loc. cit.

(3) Ce travail sera publié dans la 2me série du Botaniste.

(4) Goebel, loc. cit. p. 211 et fig 39, d'après Leitgeb.

d'une part, dans la feuille et de l'autre, dans le rachis, vers le bas; il arrive même le plus souvent à contracter des anastomoses avec les systèmes inférieurs (1).

Nous sommes amené à conclure, que pour connaître morphologiquement et anatomiquement une plante, il faut étudier :

1° Chacune des individualités foliaires, les « phytons », leur développement et les différences qu'ils présentent entre eux selon leur rôle;

2° Les relations qui s'établissent entre eux;

3° Les modifications qui se produisent par suite du fonctionnement des zones génératrices.

Cette étude sera d'autant plus simple que la plante sera moins âgée; aussi est-ce par des germinations qu'il faut commencer tout d'abord; à cela, il y a une autre raison: sur une section, la coalescence des rachis se verra d'autant mieux que les « phytons » seront d'âge différent; c'est précisément ce qui a lieu pour les « phytons cotylédonnaires » et les premiers « phytons foliaires »; ceux qui voudront juger sérieusement de la valeur de cette théorie devront donc porter leur attention de ce côté.

II

Etude anatomique des Pinguicula

Le terme « polystélie » a été introduit dans la science par MM. Van Tieghem et H. Douliot; la signification qu'ils y attachent a été fixée de la manière suivante, dans un travail récent (2) :

« Simples ou doubles, les faisceaux conducteurs peuvent

(1) Nous négligeons bien entendu les variations qui se produisent, selon les espèces, dans la différenciation des nervures de divers degrés.

(2) Ph. Van Tieghem et H. Douliot. Sur la polystélie (Annal. des sc. natur., t. III, n° 5 et 6, 1886).

affecter trois dispositions différentes. Ils peuvent être groupés en un cercle ou en plusieurs cercles concentriques autour de l'axe du membre considéré, unis tous ensemble par un conjonctif dont la région interne est la moelle, les portions intercalées aux faisceaux les rayons médullaires et la région externe le péricycle, de manière à former un cylindre central entouré à son tour par l'écorce dont il est séparé par l'endoderme. Ils peuvent être groupés en plusieurs cercles autour d'autant d'axes diversement disposés, de manière à constituer tout autant de cylindres centraux distincts, ayant chacun sa moelle, ses rayons médullaires, son péricycle et son endoderme, tous reliés et enveloppés par une écorce commune. Enfin, ils peuvent être isolés, non réunis en un cylindre central, individuellement enveloppés par un endoderme particulier et directement plongés dans la masse générale du corps qui ne sépare pas alors en écorce et conjonctif.

« Pour abréger, appelons stèle l'ensemble de faisceaux conducteurs et de conjonctif qui compose un cylindre central ; nous dirons que la disposition de l'appareil conducteur est *monostélique* dans le premier cas ; *polystélique* dans le second ; *astélique* dans le troisième.

Ainsi définie, la polystélie est très rare dans la tige des Phanérogames où MM. Van Tieghem et H. Douliot ne l'ont rencontrée que dans le genre *Auricula*, une Primulacée, et dans le genre *Gunnera*, une Haloragée.

Peu de temps après la publication de ce travail, nous rencontrions, M. Barbé et moi, dans le *Pinguicula vulgaris*, une structure identique à celle des *Auricula* (1).

Or, voici comment s'exprime M. Hovelacque au sujet de cette note (2).

« Ces auteurs, dit-il, admettent que la partie inférieure de la tige souterraine représente une tige polystélique, c'est-à-dire

(1) P.-A. Dangeard et Barbé. La polystélie dans le genre *Pinguicula*. (Bulletin de la Société Botanique de France, 2e série, t. IX, n° 6, séance du 22 juillet 1887).

(2) Maurice Hovelacque. Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées, p. 642, Paris, Masson, 1888.

ayant plusieurs cylindres centraux. Ces cordons libéro-ligneux se fusionneraient dans leur course ascendante. Sous la rosette foliaire, il y aurait encore trois cylindres réunis affectant la forme d'une étoile à trois branches, recouverte d'un endoderme commun. De chaque angle de l'étoile partirait un faisceau foliaire entouré à sa base par un réseau radicifère. Le centre du système serait occupé par des cellules péricycliques. Les racines latérales s'appuieraient souvent sur deux stèles fusionnés.

» D'après cette description, il y a lieu de se demander si les auteurs n'ont pas pris des groupes de racines pour des tiges. Nous n'avons rien trouvé qui puisse expliquer cette description. »

Ces critiques nous attribuent la grossière erreur d'avoir pris des *groupes de racines* pour des tiges ; or, c'est à titre gratuit : rien dans notre description ne donne l'idée de cette confusion ; chacun peut s'en rendre compte. Il est donc assez étonnant que M. Hovelacque, dans un travail sérieux, vienne sans aucune preuve, et même contre toute vraisemblance, émettre cette supposition.

Dans la séance de la Société Botanique du 27 avril 1888, nous donnions de nouvelles observations sur les *Pinguicula* ; il est intéressant de voir la réponse faite cette fois par M. Hovelacque.

« Au cours de nos recherches sur les organes végétatifs de quelques Utriculariées, nous avons étudié le *Pinguicula vulgaris*. Dans les nombreux échantillons que nous avons examinés, nous n'avons jamais observé le fractionnement du système libéro-ligneux de la tige en plusieurs stèles. Nous avons constaté l'insertion de bourgeons axillaires à la partie inférieure et à la partie supérieure de l'axe principal. Les bourgeons axillaires inférieurs constituent les propagules dont nous avons fait connaître la structure. Les bourgeons axillaires supérieurs sont ou bien des hampes florales ou bien des tiges feuillées. Quand on étudie des tiges souterraines complètement développées, les systèmes libéro-ligneux de ces branches axillaires supérieures peuvent donner l'apparence d'un axe se fractionnant, mais ce n'est là qu'une apparence très vague et une étude complète de ces tiges par la méthode des coupes transversales successives permet de reconnaître avec toute

la certitude désirable que leur système libéro-ligneux ne se partage pas en plusieurs stèles. On voit au contraire, que, dans la région supérieure de la tige du *Pinguicula vulgaris*, il n'y a que des axes secondaires insérés à l'aisselle des dernières feuilles. »

M. Hovelacque ne parle plus « d'erreur causée par des groupes de racines ; » précédemment il n'avait rien trouvé qui puisse justifier notre description ; maintenant il veut bien reconnaître que « quand on étudie des tiges souterraines complètement développées, les systèmes libéro-ligneux de ces branches axillaires supérieures peuvent donner l'apparence d'un axe se fractionnant mais ce n'est là qu'une apparence très vague. »

On le voit, nous sommes loin du point de départ, mais ces remarques tendraient à faire supposer cette fois que ce sont les systèmes libéro-ligneux des branches axillaires qui nous auraient induit en erreur.

Cette nouvelle remarque a la même valeur que la première ; il y a plus : il nous reste à prouver que c'est nous qui avons reconnu et fixé les principaux points de l'anatomie des *Pinguicula*, ce dont on ne se douterait guère, en lisant le travail de M. Hovelacque ; chemin faisant, nous rectifierons plusieurs des descriptions de cet auteur et nous en compléterons quelques-unes.

1° Pinguicula vulgaris. L

(Pl. VIII, fig. 1-15)

Le *Pinguicula vulgaris* est une petite plante des marais tourbeux ; placée parmi les plantes dites carnivores, elle a été étudiée comme telle par C. Darwin (1) et Edouard Morren (2).

M. C. Darwin décrit la feuille, son enroulement sur les bords

(1) C. Darwin. Les plantes insectivores (traduct. d'E. Barbier, 1877).

(2) Edouard Morren. La théorie des plantes carnivores et irritables. Bruxelles, 1875.

sous l'influence d'une excitation ; il signale les poils glandulaires courts et les poils glandulaires pédicellés ; remarque une sécrétion visqueuse abondante de ces poils pendant l'excitation : ce savant pense qu'il y a digestion par la feuille des insectes et des aliments azotés.

La formation des singuliers poils de cette plante avait déjà été décrite par Schacht (1).

La tige souterraine, prise à sa partie inférieure, montre une couronne libéro-ligneuse continue ; il est bien rare cependant que la section ne rencontre pas au moins une rentrée foliaire (fig. 1).

Cette couronne comprend, à sa partie interne, des trachées et quelques vaisseaux rayés plus extérieurs ; puis des îlots grillagés disséminés dans du parenchyme libérien ; il nous a paru qu'il n'y avait pas lieu, à ce niveau, de décrire des faisceaux distincts.

Entre l'endoderme et ce premier système, se trouve le *réseau radicifère ;* il est souvent très large et constitué par des groupes de vaisseaux courts, très gros, parfois globuleux, à paroi ponctuée réticulée (fig. 13) qui s'anastomosent dans toutes les directions ; le liber est formé par du parenchyme libérien et par de nombreux îlots grillagés qui se trouvent dans l'intervalle des groupes ligneux et au contact de l'endoderme.

L'endoderme est bien différencié ; ses cellules sont plus ou moins allongées, à section elliptique ou quadrangulaire (fig. 8), selon les individus étudiés. Il peut rester simple ou se cloisonner une ou deux fois (fig. 7) ; ses parois latérales présentent les ponctuations ordinaires et les autres parois possèdent des ponctuations fines qui existent également dans les autres cellules de l'écorce (fig. 8).

Quelques cellules épidermiques portent des poils capités courts : l'écorce est très épaisse ; les cellules sont polygonales à angles arrondis ; il y a quelques lacunes ou méats ; les parois sont cou-

(1) Schacht. Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewachse, 1856, p. 280.

vertes de fines ponctuations ; il se produit une prolifération assez active des éléments par des divisions qui se font dans toutes les directions ; un grand nombre de racines cheminent dans cette écorce (fig. 1, r) et, au contact, les cellules de l'écorce s'allongent tangentiellement.

Les cellules de la moelle ressemblent par la forme et la présence des ponctuations aux cellules de l'écorce.

Nous devons dès maintenant faire quelques observations au travail de M. Hovelacque, avec preuves à l'appui.

M. Hovelacque a décrit le réseau radicifère sous le nom de réseau d'insertion des racines tout comme si ce système avait été reconnu par lui tout d'abord (1) ; or voici ce que nous en disions, M. Barbé et moi, dans la note qu'il a si vivement attaquée. « La présence d'un réseau radicifère très développé gêne souvent pour bien déterminer la place du liber et des vaisseaux primaires ; ce réseau est composé de cellules allongées à parois lignifiées et réticulées qui s'anastomosent en files dans toutes les directions, forment une gaine autour des vaisseaux primaires de la tige et autour de la base des feuilles et des racines : c'est une production secondaire du péricycle, qui est identique au réseau radicifère des *Auricula* et d'une section des Primula (2) ».

Dans la description donnée par M. Hovelacque, nous voyons que les éléments ligneux de ce réseau sont des trachées courtes, à parois épaissies, avec spiricule surbaissée (3).

Nous devons faire remarquer que nous avons toujours vu ces éléments ligneux avec une paroi ponctuée ou ponctuée-réticulée

(1) *Loc. cit.* p. 716-717.

(2) Voir au sujet du réseau radicifère de ces derniers genres :

1° Trécul. Recherches sur l'origine des racines (Ann. des sc. nat., 3e série, V, p. 348, 1846).

2° Kamienski. Vergleichende Anatomie der Primulaceen (Abhand. der Naturf. Gesellschaft zu Halle, XIV, p. 143, 1878).

3° Van Tieghem et H. Douliot. *Loc. cit.*

4° A. Lemaire. Recherches sur l'origine et le développement des racines latérales chez les Dicotylédones (Ann. des sc. nat., 7e série, III, p. 194, 1886).

(3) *Loc. cit.*, p. 716.

(fig. 13). M. Lemaire les décrit également comme munis d'épaississements *réticulés* chez le *Primula elatior* (1).

D'après M. Hovelacque, les cellules de l'écorce et de la moelle auraient leurs parois lisses ; or, nous devons noter que dans la partie inférieure de la tige, ces parois présentent de nombreuses ponctuations.

Même remarque en ce qui concerne l'endoderme ; d'après cet auteur, l'endoderme, qu'il désigne sous le nom de « gaine protectrice » est à peine différencié ; il n'est indiqué que par sa forme et ses dimensions ; il proviendrait peut-être du recloisement tangentiel de l'avant-dernière assise de l'écorce ; or, dans notre première note, nous avons signalé des plissements sur les parois latérales (2) ; nous avons dit qu'à l'endroit d'insertion des feuilles, cet endoderme contenait un suc violet qui permettait de le distinguer des autres assises de l'écorce ; ajoutons que les parois de l'endoderme peuvent se recouvrir de fines ponctuations comme les autres cellules de l'écorce.

Reprenons l'étude de la tige du *Pinguicula vulgaris* à un niveau supérieur : la moelle s'élargit ; de nombreuses rentrées foliaires donnent lieu à une fragmentation de la couronne libéro-ligneuse (fig. 2, 3, 9, 10).

Le faisceau foliaire unique de la feuille est très large ; il ne descend pas directement dans la tige, comme il semble résulter de la description donnée par M. Hovelacque.

« Il est bien rare, dit cet auteur (3), que la section intranodale moyenne ne montre déjà, très nettement, l'arc libéro-ligneux sortant dans la feuille.

« Au nœud, cet arc, déjà isolé, devient plus indépendant encore ; il se courbe fortement et se ferme, antérieurement, par le rapprochement de ses bords. La petite couronne libéro-ligneuse latérale, ainsi formée, gagne rapidement la périphérie de la

(1) *Loc. cit.*, p. 195.

(2) Ces plissements sont surtout visibles sur les parties âgées ; ils paraissent ne pas exister sur les parties jeunes.

(3) *Loc. cit.*, p. 717.

tige ; la réparation de la masse sortante se fait par rapprochement des bords des deux masses libéro-ligneuses entre lesquelles s'est opérée la sortie. »

Cette description est inexacte ou du moins, ne rend nullement compte de la course des faisceaux : notre figure 2 est surtout intéressante à consulter ; on y voit nettement le faisceau foliaire se diviser en deux moitiés ; chacune de ces moitiés peut s'unir à celle qui provient du faisceau de la feuille voisine pour constituer un sympode ; aussitôt la rentrée foliaire effectuée, l'écorce communique largement avec la moelle ; l'endoderme, le périphragme et le réseau radicifère, s'il est formé, se replient vers l'intérieur et arrivent souvent à entourer complètement le sympode : une section montre, selon le niveau et selon la disposition des feuilles, deux, trois ou quatre de ces sympodes.

Leur course est exactement la même que celle qui a été décrite par Kamienski pour les *Primula*, les *Androsace* (1) ; elle est seulement beaucoup plus difficile à interpréter par suite de la disposition irrégulière des feuilles et du rapprochement des insertions (fig. 6); il suffit de comparer les fig. 2, 3, 4, 9, 10 de notre travail, avec celles que donnent des *Auricula* MM. Van Tieghem et Douliot, pour se rendre compte que la disposition du système libéro-ligneux en section transversale et en course longitudinale est la même dans ces plantes, que seul le cycle foliaire, différent, entraîne une variation du nombre des sympodes.

Examinons maintenant la structure d'un sympode et voyons les raisons qui nous avaient déterminé à le décrire comme *stèle ;* soit le sympode représenté fig. 4, *a*, et dessiné à la chambre claire fig. 6.

Vers le centre, sont les traces foliaires de deux feuilles voisines; on y chercherait en vain à ce moment un mode d'orientation bien déterminé; deux ou trois paquets de trachées; quelques îlots grillagés extérieurs à ces trachées ou même à moitié engagés parmi elles, et c'est tout. Autour de ce premier système, se voit

(1) D'après Van Tieghem : Traité de Botanique, p. 756-757.

le réseau radicifère ; les éléments ligneux sont ici presque tous dirigés suivant l'axe ; entre eux et surtout au voisinage de l'endoderme se trouvent de nombreux îlots grillagés ; ce réseau radicifère tend à entourer de chaque côté les traces foliaires ; l'endoderme est continu autour du sympode.

La disposition en anneau du sympode est parfois moins marquée ; il arrive même que ces sympodes soient réunis en un cercle complet par les insertions de feuilles et de racines ; mais fréquemment aussi — et cela paraît dépendre des individus étudiés — le réseau radicifère entoure complètement les traces foliaires (fig. 10) ; il y a un anneau complet renfermé sous un endoderme continu et renfermant les traces foliaires (fig. 10) ; le tissu conjonctif de l'écorce communiquant largement avec le tissu conjonctif de la moelle.

Si l'on considère que cette structure est absolument identique à celle que MM. Van Tieghem et Douliot ont distinguée sous le nom de polystélie chez les *Auricula* et due aux mêmes causes, on voit que notre première note ne contenait point d'erreur grossière, mais que tout au contraire, elle fixait une particularité de structure fort rare chez les Dicotylédones ; libre maintenant à chacun de l'appeler du nom qu'il voudra ; les mots n'ont de valeur que par la signification qu'on leur attribue.

On peut se demander maintenant quelle est l'origine du réseau radicifère. Avant l'apparition de ce réseau, il est facile de voir entre les îlots grillagés et l'endoderme plusieurs assises de cellules un peu allongées tangentiellement au sympode ; ces cellules sont très riches en protoplasma et se divisent activement ; pour plusieurs auteurs, elles seraient de nature conjonctive ; nous avons déjà dit que nous considérions cette région comme libérienne sous le nom de *périphragme* ; ce sont ces cellules qui donnent naissance au réseau radicifère.

Propagules. — L'étude des propagules ne nous arrêtera qu'un instant ; ce sont de petits bourgeons qui se forment à l'aiselle des feuilles ; ils ont été signalés par M. Hovelacque qui en a fait une

bonne description ; nous ferons seulement une simple remarque; pas plus que dans la tige souterraine, M. Hovelacque n'a compris la course des faisceaux foliaires dans le propagule ; elle est cependant la même que dans la tige, à cela près que les sympodes ne possèdent point de réseau radicifère et sont rapprochés du centre du propagule ; il est cependant possible, à chaque rentrée foliaire de constater que le faisceau se divise en deux traces foliaires qui descendent à droite et à gauche ; l'écorce communique alors avec la moelle (fig. 15, *a*).

C'est à tort aussi, selon nous, que M. Hovelacque voit dans les quelques trachées centrales entourées de liber du *pédicelle* du propagule « un système de faisceaux unipolaires normalement orientés, dont les pôles ligneux sont très rapprochés du centre de figure de la tige » ; « la preuve qu'il en est bien ainsi, dit-il, c'est qu'à chaque nœud du propagule, il se détache de l'axe libéro-ligneux dans un plan différent, un cordon qui se rend dans une feuille » ; la preuve peut paraître peu concluante, après ce qui vient d'être dit et si l'on considère que les trachées peuvent être réduites à quatre.

Au moment où le propagule se développe à l'aisselle d'une feuille de la tige souterraine, on ne voit même dans l'axe qu'une seule trachée ; cette trachée se met en communication avec une des moitiés du faisceau foliaire de la feuille (fig. 15, *b*).

Racine. — La tige souterraine porte de nombreuses racines qui, avant de sortir au-dehors, se recourbent vers le bas et séjournent plus au moins longtemps dans l'écorce ; ces racines s'appuient sur un ou deux sympodes ; leur structure n'a été complètement décrite ni par M. Hovelacque, ni par nous.

Les faisceaux ligneux sont généralement au nombre de cinq à huit : selon M. Hovelacque, il peut y en avoir jusqu'à douze ; ils alternent avec autant de faisceaux libériens ; or, d'après les descriptions données jusqu'ici, les faisceaux ligneux s'arrêteraient loin du centre, séparés par des cellules polyédriques ; en réalité les racines jeunes présentent seules cette structure ; sur les racines plus âgées, les faisceaux ligneux confluent latéralement et

se rejoignent au centre de l'organe (fig. 11), les vaisseaux les derniers formés ont des parois épaisses, présentant des ponctuations disposées irrégulièrement (fig. 12, *b*) ; il paraît probable que le stade de différenciation n'atteint pas ce degré dans toutes les racines.

Les faisceaux libériens se retrouvent plus ou moins écrasés entre les pointements du protoxylème ; le péricycle n'a subi aucune modification ; l'endoderme qui l'entoure, montre des cadres d'épaississements fort nets (fig. 12, *a*).

Bourgeon hibernant. — A l'approche de l'hiver, le *Pinguicula vulgaris* perd les grandes feuilles de sa rosette (1) ; les feuilles qui leur succèdent restent petites, fortement concaves et s'imbriquent étroitement protégeant le point de végétation ; la plante reste ainsi tout l'hiver sans changement appréciable (fig. 14, *a*). Un examen anatomique des feuilles de ce bourgeon montre que les cellules sont gorgées d'amidon ; le noyau nucléolé est volumineux ; les cellules épidermiques ne sont pas allongées comme dans les feuilles ordinaires (fig. 14, *c*) ; elles restent polyédriques ; le faisceau médian et les deux faisceaux latéraux sont seuls bien développés : ce mode de végétation rappelle exactement celui qui a été décrit par M. Duchartre pour le *Pinguicula caudata* (2)

2° Pinguicula alpina

(Pl. VIII, fig. 16-17)

Cette espèce a déjà été étudiée par M. Klein (3) ; nous allons y revenir, parce que cette espèce est très intéressante au point de vue qui nous occupe.

La tige souterraine, contrairement à ce qui existe dans la plu-

(1) On trouvera une bonne description de la structure de ces feuilles dans le travail de M. Hovelacque.

(2) P. Duchartre. Observations sur le *Pinguicula caudata* Schlecht (Bulletin de la Soc. de Botanique de France, 2e série, IX, n° 4, 1887).

(3) J. Klein. *Pinguicula alpina* als insektenfressende Pflanzeund in anatomis cher Bezihung (Beitrage zur Biologie der Pflanzen, 1880).

part des autres espèces est assez grosse : une section transversale de cette tige montre une couronne libéro-ligneuse régulière, interrompue par la rentrée de plusieurs faisceaux foliaires (fig. 16).

Ces faisceaux foliaires sont très gros ; ils se divisent en pénétrant dans la tige en deux moitiés qui vont s'insérer presque horizontalement vers la moitié des faisceaux anastomotiques ; ces traces foliaires constituent ainsi à la partie interne de la couronne ligneuse plusieurs rangées de petites trachées, disséminées dans du parenchyme ; extérieurement à ces trachées, on trouve des formations ligneuses qui semblent correspondre au réseau radicifère du *Pinguicula vulgaris* ; ce sont des vaisseaux à paroi ponctuée-réticulée ; les uns sont disposés suivant l'axe et leur section est assez régulièrement quadrangulaire ; les autres se dirigent horizontalement ; entre ces vaisseaux et l'endoderme se trouve du parenchyme libérien et des îlots grillagés (fig. 17).

L'endoderme est formé par des cellules rectangulaires présentant des cadres d'épaisissements très nets. La moelle est large ; ses cellules sont grandes, avec des angles arrondis ; l'écorce a des cellules plus petites formant une vingtaine d'assises.

Rien, dans cette espèce, n'indique l'anomalie constatée chez le *Pinguicula vulgaris*.

On peut résumer de la manière suivante les résultats de nos recherches sur le genre *Pinguicula ;* pour plusieurs espèces, des matériaux frais eussent été nécessaires ; nous avons essayé de tirer le meilleur parti de ce que nous avions à notre disposition.

1° L'endoderme existe, bien différencié dans la tige de toutes les espèces que nous avons étudiées : *Pinguicula vulgaris L.*, *P. lusitanica L.*, *P. alpina L.* et sa variété *bimaculata* Wahlenb., *P. lutea* Walt., *P. longifolia D. C.;* fréquemment on peut voir des cadres d'épaississements sur les parois latérales, et parfois aussi des ponctuations sur les autres parois ; les cellules de cette assise peuvent contenir un suc violet (*Pinguicula vulgaris*).

2° La course des faisceaux dans la tige est analogue à celle

qui a été décrite par Kamienski dans le *Primula spectabilis* et l'*Androsace septentrionalis ;* le faisceau foliaire, en pénétrant dans la tige, se divise en deux moitiés qui se rendent chacune dans un sympode droit et gauche ; ces sympodes contrarient leurs courbures en formant un réseau dont la forme et la grandeur des mailles sont sous la dépendance du cycle foliaire. Ces sympodes affectent deux manières d'être différentes.

a. — Les sympodes en section horizontale forment une couronne libéro-ligneuse régulière (*Pinguicula alpina* et sa variété *bimaculata*).

b. — Chaque sympode peut se recourber en un anneau entouré par l'endoderme ; la courbure est plus ou moins complète selon les espèces ; mais il arrive fréquemment que les traces foliaires centrales sont entourées complètement par le réseau radicifère et l'endoderme, le tissu conjonctif de l'écorce, communiquant largement avec celui de la moelle. C'est à une disposition analogue du système libéro-ligneux des *Auricula* que MM. Van Tieghem et Douliot ont donné le nom de polystélie. A sa partie inférieure la tige souterraine peut ne posséder que deux sympodes, formant un anneau ligneux. Le réseau radicifère est un produit de l'activité du périphragme (*Pinguicula vulgaris*, *P. lutea*, *P. lusitanica*, *P. longifolia*).

3° Dans la racine du *Pinguïcula vulgaris*, les faisceaux ligneux peuvent se rejoindre vers le centre et sur les côtés en formant un cylindre ligneux plein.

III

Monographie anatomique des « Acanthophyllum »

Les *Acanthophyllum* sont des Caryophyllées ligneuses : nous avons pu en étudier sept espèces : *A. spinosum; A. bracteatum;*

A. Fontanesii ; A. versicolor ; A. mucronatum ; A. crassifolium ; A. squarrosum.

Le port de ces plantes est particulier : les feuilles sont opposées par deux et transformées le plus souvent en épines : parfois cependant, il existe une expansion foliacée, un limbe (*Acanthophyllum versicolor*).

On trouve dans ce genre une anomalie de structure qui a été signalée tout d'abord par M. Oliver (1).

De Bary ne sait trop à quoi la rapporter : « Als minder auffallende und eingreifende einere Neubildungen schliessen sich heir an die wohl aus Folge meristem nachtraglich entstehenden Holzstrange welche Crüger im Marke von *Doliocarpus*, *Argyreia* u. a. beschreibt. Ob die zwischen Parenchym liegenden, im Querschnitt gelappten Holzmassen welche Oliver im Stammchen von *Acanthophyllum* beschreibt, hierher gehoren, ist zweifelhaft.

Mehr in das Gebiet der pathologischen Ueberwallungsund Regenerations erscheinungen dürfte die von Crüger beschreibene Bastbildung auf der Innenflache alter hohler Stamme von *Carica Papaya* zu rechnen sein (2).

Nous ne pensons pas qu'il y ait eu de nouvelles recherches sur ce sujet. M. Solereder, récemment, se borne à signaler le travail de M. Oliver (3); c'est ce qui nous a déterminé à reprendre l'étude anatomique de ce genre.

1° **Acanthophyllum spinosum** C. A. Meyer

(Pl. IX, fig. 1-6)

Structure de la tige. La section d'un entre-nœud déjà gros de cette espèce présente un aspect bien différent de celui des Dicotylédones ordinaires.

(1) Oliver. On the structure of the stem in certain species of *Caryophylleæ* and *Plumbaginæ*. (Transact. of the Linnean Society. vol. XXII, Pars IV, n° XXI, p. 289.)

(2) De Bary, Vergleichende Anatomie, p. 623.

(3) Hans Solereder. Uber den systematischem Werth der Holzstructur, München 1885, p. 147.

On voit au centre (fig. 4, *a*) quatre cylindres ligneux entourés d'une zone libérienne continue et séparés par des traînées de parenchyme renfermant de nombreuses mâcles ; extérieurement, se trouvent d'autres masses ligneuses également pourvues de liber ; elles sont de grosseur variable ; leur forme présente de grandes différences ; elles sont séparées les unes des autres par des cellules à mâcles ; la zone génératrice peut entourer complètement le bois ou former seulement un arc.

L'écorce primaire est exfoliée, l'écorce secondaire comprend plusieurs zones de fibres libériennes séparées les unes des autres par des cellules libériennes. Les parois de ces dernières finissent par se cutiniser, ce qui entraîne peu à peu l'exfoliation des fibres libériennes les plus extérieures.

Comment doit-on interpréter cette structure ? les cylindres ligneux sont-ils des *stèles ?* l'étude du développement va seule nous permettre de répondre.

Si l'on étudie un jeune rameau, la section (fig. 1) offre une structure régulière, la couronne libéro-ligneuse est normale ; le périphragme *p* est très large, scléreux à la partie externe ; il ressemble à celui des autres Caryophyllées ; il est séparé de l'épiderme par quelques assises de tissu conjonctif dont l'interne est à peine différenciée en endoderme ; l'épiderme a une paroi striée et porte çà et là des poils coniques à surface également striée.

Un peu plus tard, on voit que la couronne ligneuse s'est élargie ; en même temps, elle se fragmente en quatre parties dont les interruptions correspondent aux rentrées foliaires ; les cellules de la moelle renferment de nombreuses mâcles ; on en rencontre également dans les cellules de l'écorce secondaire ; les cellules qui se trouvent à la partie interne du périphragme cutinisent leur paroi, ce qui amène l'exfoliation lente de l'écorce primaire ; c'est à ce moment que va se produire l'anomalie de structure qui donne naissance aux quatre cylindres ligneux occupant le centre du rameau âgé.

En effet, il se produit à la face interne des faisceaux anastomo-

tiques, contre les premières trachées, une zone génératrice qui donne naissance à du bois et à du liber ; elle provient du cloisonnement tangentiel des cellules de la moelle et des éléments procambiaux internes des faisceaux de la couronne ; sa formation est due sans doute à la dissociation des cellules de la moelle et à leur destruction.

Ainsi localisée en face des faisceaux anastomotiques, elle produit du bois, qui s'accole plus ou moins étroitement à celui de la couronne et du liber qui s'avance dans la moelle ; les éléments ligneux et les éléments libériens formés sont identiques à ceux que donne la zone génératrice normale.

On est conduit à admettre que l'anomalie commence à se produire vers la seconde ou la troisième année ; le faisceau anastomotique a déjà trois ou quatre couches alors que son arc médullaire n'en a qu'une (fig. 3) ; cet arc libéro-ligneux médullaire, étant intiment uni au faisceau anastomotique, tendra à transformer ce dernier plus ou moins complètement en cylindre ligneux selon que la zone génératrice interne aura fini par rejoindre, dans l'intervalle des rayons, la zone génératrice normale ou se sera arrêtée avant ; les quatre cylindres ligneux seront d'ailleurs beaucoup plus indépendants au voisinage des nœuds que vers le milieu des entrenœuds ; on retrouvera facilement entre eux les traces des faisceaux foliaires.

Les cellules de la moelle, celle des rayons et de l'écorce secondaire renferment des mâcles en abondance ; à ce moment, l'écorce primaire et le périphragme sont presque entièrement exfoliés ; au-dessous, se trouve une bande de fibres il va successivement s'en former d'autres vers l'intérieur.

La complication de structure que l'on observe par la suite dans les tiges plus âgées, s'explique facilement : la modification présentée par les faisceaux anastomotiques empêche les systèmes libéro-ligneux des rameaux de se joindre à eux normalement en couronne, ils restent donc plus ou moins isolés dans la tige ; ils sont d'ailleurs au bout d'un certain temps affectés de la même anomalie ; d'un autre côté des zones génératrices peuvent s'éta-

blir autour des trachées des faisceaux foliaires; il en résulte finalement un ensemble de cylindres, de coins ligneux, d'îlots irréguliers séparés par leur liber et par des cellules à mâcles; ce qui donne à la tige de cette espèce son aspect si particulier.

Le bois est toujours dépourvu de fibres ligneuses; il est formé par une alternance de très petits vaisseaux à parois spiralées et de larges vaisseaux; ces derniers ont une membrane épaisse à ponctuations horizontales souvent assez larges et toujours très nombreuses; tous ces vaisseaux sont disséminés dans un parenchyme ligneux très abondant.

Structure de la feuille. — La feuille est transformée en épine; sa section a la forme d'un demi-cercle (fig. 5), avec deux petites ailes latérales; le centre est occupé par un gros faisceau : deux autres plus petits se trouvent dans les ailes; enfin, un assez grand nombre d'autres faisceaux sont orientés à la périphérie du faisceau médian; ces derniers sont réduits à deux ou trois trachées et à quelques cellules grillagées.

Le faisceau médian a une structure plus compliquée: le bois est formé par des trachées disposées en forme d'un V, dont la pointe serait tournée vers l'extérieur; entre les branches du V, à la partie interne du bois, par conséquent, se trouve un paquet de fibres que nous désignerons désormais dans les descriptions qui suivent, sous le nom de *stéréome interne;* extérieurement au bois se trouvent quelques éléments grillagés écrasés, puis une masse très développée de fibres constituant le *stéréome externe* du faisceau (fig. 6); la largeur des éléments est plus grande au centre qu'à la périphérie.

Les faisceaux des ailes possèdent également du stéréome; mais il est beaucoup moins développé et manque à la partie interne de ces faisceaux.

L'épiderme a ses parois externes striées, il porte de nombreux poils cloisonnés une ou deux fois, à membrane striée.

2° **Acanthophyllum bracteatum** Boissier

(Pl. IX, fig. 7-8)

J'ai examiné deux échantillons de cette espèce : l'anomalie de structure était beaucoup plus prononcée dans l'un que dans l'autre ; elle était loin d'atteindre cependant le degré de complication offert par l'*Acanthophyllum spinosum*.

Dans le premier de ces échantillons, on trouvait encore assez fréquemment les quatre faisceaux anastomotiques distincts et transformés en cylindres ligneux par l'apparition d'une zone génératrice à leur partie interne ; mais les formations secondaires suivantes étaient régulièrement disposées en zones concentriques (fig. 7) ; d'autre fois, deux seulement des cylindres ligneux étaient isolés, les deux autres se continuaient directement avec les couches ligneuses suivantes ; dans quelques entre-nœuds, la disposition des plages ligneuses devenait irrégulière ; enfin, mais assez rarement, *deux rameaux restaient accolés pendant un certain temps*.

Dans le second échantillon, la couronne libéro-ligneuse ne s'était point fragmentée ; il y avait seulement quelques productions secondaires dans la moelle, une assise génératrice ayant donné du bois du côté des premières trachées et du liber vers l'intérieur de la moelle.

Dans l'un et l'autre cas, le bois est formé d'éléments semblables ; ce sont des vaisseaux à grand diamètre, mélangés avec d'autres plus petits dans un parenchyme ligneux abondant, sans aucune *fibre* ligneuse.

On voit dans l'écorce secondaire, sous le périphragme, une alternance de fibres libériennes et de cellules libériennes ; les fibres libériennes forment de deux à cinq rangs en moyenne ; on en trouve jusqu'à six zones successives (fig. 8).

La structure des jeunes entre-nœuds, ainsi que celle des feuilles, rappelle beaucoup ce que nous avons vu dans l'*Acanthophyllum spinosum ;* notons seulement l'absence, dans la feuille,

de poils épidermiques et aussi la présence de parenchyme en palissade entre l'épiderme et les faisceaux.

3° **Acanthophyllum Fontanesii** Boissier

(Pl. IX, fig. 9-11)

La structure ne diffère guère de celle de l'*Acanthophyllum bracteatum :* une zone génératrice se forme encore à la partie interne de la couronne libéro-ligneuse normale et donne du bois et du liber, mais cette zone génératrice arrive rarement à isoler complètement les faisceaux anastomotiques du reste de la couronne ligneuse ; elle ne fait que se recourber plus ou moins autour d'eux (fig. 10).

Qu'il soit produit par la zone génératrice ordinaire, ou par la zone génératrice médullaire, le bois montre de nombreuses zones caractérisant les changements de végétation ; il n'y a pas de fibres ligneuses ; mais chacune des zones comprend d'abord de petits vaisseaux, puis de larges vaisseaux réticulés avec un parenchyme ligneux abondant (fig. 10).

La moelle est fort réduite, les libers secondaires arrivant presque au contact.

L'écorce secondaire montre encore quelques bandes de fibres libériennes, mais en nombre moins grand que dans les espèces précédentes.

L'étude de la feuille permet de distinguer cette espèce des deux précédentes ; la disposition générale y est la même ; mais le stéréome interne, est beaucoup plus développé ici et rejoint le stéréome externe, entourant complètement le faisceau médian (fig. 9) ; d'autre part, l'épiderme porte des poils coniques, unicellulaires, mamelonnés, qui rappellent exactement par leur aspect (fig. 19, *a*) ceux des *Echiochilon fruticosum* et des *Anchusa hispida* (1). On retrouve ces poils sur les rameaux.

(1). G. Volkens. Die Flora der Ægyptisch-Arabischen Wuste, p. 131, 133. Berlin 1887.

4° **Acanthophyllum squarrosum** Boissier

(Pl. IX, fig. 12-13)

Les échantillons étudiés étaient trop jeunes pour que nous puissions dire si la tige acquiert une structure anormale ; les jeunes rameaux avaient une couronne libéro-ligneuse régulière ; dans l'étude de ces rameaux, un seul point va nous arrêter.

Au niveau du nœud, le faisceau foliaire rentre bien dans la tige, mais plusieurs petits faisceaux qui occupaient dans la feuille la surface du stéréome, conservent leur position dans la tige et restent plus ou moins engagés dans le périphragme vers la surface ; ils sont au nombre de cinq à sept ; chacun d'eux comprend quelques trachées vers l'intérieur, quelques cellules grillagées vers l'extérieur, le tout est relié au stéréome par une assise de grandes cellules dont les parois latérales sont rompues (fig. 12) ; ces faisceaux se rencontrent seulement dans la tige, près de l'insertion des feuilles : on ne les retrouve plus dans l'entre-nœud.

La feuille acquiert avec l'âge du rameau un assez grand développement; sur de telles feuilles, les trachées qui forment le V dans le faisceau médian sont disposées par groupes : le stéréome externe possède une très grande épaisseur et sur toute sa surface, il montre de nombreux petits faisceaux qui sont plus ou moins engagés dans son tissu (fig. 13) ; le stéréome interne disparaît à mesure que l'on s'avance vers le sommet de la feuille ; l'épiderme porte des poils qui ressemblent beaucoup à ceux de l'*Acanthophyllum spinosum*.

Les trois espèces qui restent à étudier ne présentent point de production, libéro-ligneuses médullaires (1); il est quand même possible de les distinguer anatomiquement les unes des autres.

(1) Nous avons seulement à noter, autant du moins que l'état des échantillons nous a permis de le faire, un peu de parenchyme secondaire à la face interne de la couronne libéro-ligneuse.

5° **Acanthophyllum crassifolium** Boissier
(Pl. IX, fig. 14-16)

Le bois est formé d'anneaux ligneux, qui correspondent aux changements de végétation : les deux ou trois premiers n'ont pas de rayons médullaires ; les autres sont plus étroits et interrompus par de larges rayons (fig. 14) ; jusqu'ici nous avons vu les vaisseaux réunis entre eux par du parenchyme : dans l'*Acanthophyllum crassifolium*, les vaisseaux sont disposés dans une masse de fibres sans parenchyme (fig. 15).

Ce ne sont pas les seules différences qu'il y ait à constater : les feuilles ont une section assez large ; le faisceau médian diminue d'importance ; les faisceaux des ailes sont assez gros et au nombre de trois ; le stéréome interne manque ; les éléments du stéréome externe ont des parois très épaisses et leur section possède à peu de choses près, une largeur égale partout (fig. 16). Le parenchyme en palissade est bien développé ; il forme une couche épaisse entre l'épiderme et les faisceaux : de grosses mâcles se trouvent disposées çà et là dans ce parenchyme ; l'épiderme porte de nombreux poils à deux ou trois cellules dont la dernière est légèrement renflée en coupe (fig. 19, *c*).

Vers la partie supérieure de la feuille, les ailes diminuent d'importance et on n'y trouve plus qu'un seul faisceau ; le parenchyme en palissade conserve la même importance.

Nous n'avons pas vu, dans l'écorce secondaire, les fibres libériennes signalées dans les quatre espèces précédentes.

Il y a peu de chose à dire de l'*Acanthophyllum mucronatum* et de l'*Acanthophyllum versicolor* ; la disposition et la structure de la couronne libéro-ligneuse ressemblent beaucoup à ce qui a été décrit dans l'*Acanthophyllum crassifolium* ; le bois est fibreux et l'écorce secondaire ne renferme pas de fibres libériennes.

La feuille seule présente quelques particularités qui doivent être notées ; dans les deux espèces, le parenchyme en palissade comble l'intervalle entre l'épiderme et les faisceaux ; il est centrique ; quelques cellules de parenchyme incolore séparent les

deux couches sur la ligne médiane ; dans l'*Acanthophyllum mucronatum* la section de la feuille montre un sillon interne ; les ailes sont développées ; le stéréome interne manque, le stéréome du périphragme est lui-même très réduit (fig. 17) ; l'épiderme est dépourvu de poils ; dans l'*Acanthophyllum versicolor*, la section de la feuille est plane et large (fig. 18), il y a absence complète de stéréome ; le faisceau médian ne se compose que de quelques trachées avec un petit groupe libérien externe ; de chaque côté, sur la ligne médiane, se trouvent d'autres faisceaux plus petits, orientés de la même manière ; l'épiderme porte de nombreux poils.

Cette étude nous permet de distinguer anatomiquement les sept espèces étudiées dans le genre.

On remarquera tout d'abord qu'il est possible de les diviser en deux groupes suivant la nature du bois qui peut, soit posséder des fibres ligneuses, soit en être dépourvu. Cette première division correspond à celle qui serait établie sur la disposition du système libéro-ligneux ; en effet, les espèces à bois fibreux ont une couronne normale ; les autres espèces présentent au bout d'un certain temps une zone génératrice médullaire qui amènes de modifications plus ou moins profondes. (1)

Dans chacun de ces deux groupes, on peut facilement distinguer les espèces en s'appuyant sur divers caractères.

1° Groupe. — Bois sans fibres ligneuses, zone génératrice médullaire, fibres libériennes dans l'écorce secondaire ; la section de la feuille a la forme d'un demi-cercle avec deux petites ailes.

a. — Système libéro-ligneux très fractionné. *A. spinosum.*

b. — Anomalie moins prononcée : quatre cylindres ligneux plus ou moins indépendants au centre de la tige :

1° Pas de poils épidermiques sur la feuille.. *A. bracteatum.*

2° Stéréome en anneau complet.......... *A. Fontanesii.*

c. — Faisceaux engagés dans le périphragme

(1) On doit faire toutefois une réserve en ce qui concerne l'*Acanthophyllum Fontanesii* qui n'a pu être étudié suffisamment.

du faisceau médian de la feuille et dans celui de la tige au niveau des nœuds............. *A. squarrosum.*

2° Groupe. — Bois fibreux, pas de productions libéro-ligneuse médullaires : parenchyme en palissade très développé sur les deux faces de la feuille ; section se rapprochant graduellement de la forme ordinaire.

d. — Stéréone interne et externe de la feuille déjà réduit ; poils épidermiques renflés en cupule.................................. *A. crassifolium.*

e. — Pas de stéréome interne dans la feuille, pas de poils épidermiques................. *A. mucronatum.*

f. — Pas de stéréome dans la feuille, section plane.................................. *A. versicolor.*

Toutes ces espèces présentent de nombreux stomates sur les deux faces des feuilles ; l'épiderme a une membrane striée.

On trouve dans le genre *Campsis*, une Bignoniacée, une anomalie de structure qui rappelle celle des *Acanthophyllum* ; c'est M. Sanio qui l'a reconnue le premier et a décrit les productions circum médullaires du *Campsis radicans*; il les attribua avec raison à la naissance de deux arcs cambiaux opposés à la périphérie de la moelle (1).

M. Weiss s'est efforcé de prouver que ces productions circum-médullaires étaient des traces foliaires (2).

M. Hovelacque en démontrant l'exactitude des vues de M. Sanio les a complétées sur plusieurs points ; ainsi il a montré que la zone cambiale se localisait en face des faisceaux antérieurs et postérieurs (faisceaux foliaires, traces foliaires) (3).

Au contraire, chez les *Acanthophyllum*, la zone génératrice médullaire se localise en face des faisceaux anastomotiques (faisceaux réparateurs de plusieurs auteurs) ; dans ce genre, la complication de structure peut devenir très grande comme on l'a vu précédemment, ce qui n'a pas lieu dans le *Campsis radicans* ; cette compli-

(1) Sanio. Ueber endogene Gefass bundelbildung (*Bot. Zeit.*, n° 30, 1864, p. 228).

(2) J. E. Weis. Das markstandige Geffass bundel system einiger Dicotyledonen in seiner Beziehung zu Blattspuren (Bot. Centralbtt, t. XV, 1883).

(3) Maurice Hovelacque. Loc. cit., p. 165.

cation ultérieure du système libéro-ligneux, rappelle la disposition observée chez certains *Bauhinia*.

L'anatomie de la feuille nous a également fourni quelques faits intéressants : dans le second groupe, la feuille se transforme graduellement en passant de la forme épineuse à la forme ordinaire ; ce résultat est atteint par diminution du stéréome, réduction du faisceau médian et disparition de ses faisceaux dorsaux, augmentation du nombre des faisceaux latéraux, développement des ailes et du parenchyme en palissade.

La disposition centrique de ce dernier se rencontre fréquemment dans les plantes désertiques : M. Volkens d'un côté (1), M. Maury de l'autre (2), en ont cité de nombreux exemples : ce caractère est attribué avec raison à la diffusion complète de la lumière dans les contrées où habitent ces plantes.

En résumé, dans ce mémoire, nous proposons dans le chapitre I d'étudier la plante suivant un plan bien déterminé, en la considérant comme formée par un plus ou moins grand nombre d'individualités foliaires ; il faut donc connaître d'abord ces individualités avec les transformations dont elles sont susceptibles dans les organes de végétation et de reproduction.

Mais ces individualités contractent entre elles des rapports qui sont plus ou moins étroits selon les plantes et les organes ; il faut établir ces rapports.

Enfin il est nécessaire d'étudier les modifications ultérieures venant du fonctionnement dans la tige et la racine des diverses zones génératrices.

Dans le chapitre II, nous donnons une étude des *Pinguicula*, en établissant la priorité de nos observations sur ce sujet.

La monographie anatomique des *Acanthophyllum* du chapitre III, contribuera à la connaissance d'un genre de Caryophyllées, qui présente une assez rare anatomie de structure.

(1) G. Volkens. *Loc. cit.*

(2) Paul Maury. Anatomie comparée de quelques espèces caractéristiques du Sahara algérien (Association française pour l'avancement des sciences. Congrès de Toulouse, 1887).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE VIII

Pinguicula vulgaris fig. 1-15

Fig. 1. Section de la tige souterraine à sa partie inférieure ; *r* racine parcourant l'écorce.
Fig. 2. Section de la tige à un niveau supérieur.
Fig. 3. 4. Aspects divers des sympodes en section transversale.
Fig. 5. Course des faisceaux.
Fig. 6. Le sympode *a* de la fig. 4, dessiné à la chambre claire ; c'est un stèle.
Fig. 7. Endoderme dédoublé, avec nombreux îlots grillagés.
Fig. 8. Endoderme et cellules de l'écorce avec ponctuations.
Fig. 9. 10. Le réseau radicifère peut entourer complètement les traces foliaires.
Fig. 11. Racine âgée de *Pinguicula*. Les faisceaux ligneux confluent au centre.
Fig. 12. *a*, Endoderme à plissements ; *b*, vaisseaux ponctués du centre de la racine.
Fig. 13. Eléments du réseau radicifère, ces éléments peuvent se rencontrer dans le conjonctif central de la tige.
Fig. 14. *a*, Bourgeon hibernant perdant sa dernière feuille ordinaire ; *b*, section de la feuille ordinaire et section de la feuille du bourgeon ; *c*, épiderme de cette dernière.
Fig. 15. *a*, Propagule en section transversale au niveau d'une insertion foliaire *b*, insertion du propagule sur la tige.

Pinguicula alpina fig. 16-17

Fig. 16. Section de la tige souterraine.
Fig. 17. Une partie de l'anneau libéro-ligneux.

PLANCHE IX

Acanthophyllum spinosum fig. 1-6

Fig. 1. Coupe transversale d'un entre-nœud, un peu au-dessous de l'insertion des feuilles ; *f*, faisceau foliaire ; *a*, faisceau anastomotique ; *p*, périphragme.
Fig. 2. Course des faisceaux entre deux entre-nœuds successifs ; *f*, faisceau foliaire ; *a*, faisceau anastomotique. — Les figures 1 et 2 se correspondent.

Fig. 3. Section d'un entre-nœud plus âgé : la zone génératrice médullaire a déjà produit une couche de bois et de liber à la face interne des faisceaux anastomotiques.

Fig. 4. Section d'un entre-nœud beaucoup plus âgé : on distingue encore au centre les quatre faisceaux anastomotiques *a*.

Fig. 5. Section d'une feuille : *p* périphragme du faisceau médian ; *s*, stéréome identique à celui du périphragme.

Fig. 6. Une partie du faisceau médian grossie : *t*, trachées.

Acanthophyllum bracteatum fig. 7-8

Fig. 7. Section d'un rameau âgé ; *a*, faisceaux anastomotiques modifiés par la zone génératrice médullaire.

Fig. 8. Couches successives de fibres libériennes et de cellules libériennes au-dessous du périphragme exfolié.

Acanthophyllum Fontanesii fig. 9-10

Fig. 9. Section d'une feuille ; stéréome *s* en anneau autour du bois.

Fig. 10. Section d'un rameau âgé ; les cylindres ligneux *a* se continuent avec les autres productions libéro-ligneuses.

Fig. 11. Structure du bois.

Acanthophyllum squarrosum fig. 12-13

Fig. 12. Faisceau engagé dans le périphragme de la tige au nœud.

Fig. 13. Faisceau engagé dans la périphragme du faisceau médian de la feuille.

Acanthophyllum crassifolium fig. 14-16

Fig. 14. Section d'un rameau âgé.

Fig. 15. Structure du bois.

Fig. 16. Section de la feuille.

Acanthophyllum mucronatum fig. 17

Fig. 17. Section de la feuille.

Acanthophyllum versicolor fig. 18

Fig. 18. Section de la feuille.

Fig. 19. Trois sortes de poils : *a* (*A. Fontanesii*) ; *b*, (*A. spinosum*) ; *c*, (*A. crassifolium*).

ÉTUDE DU NOYAU

DANS QUELQUES GROUPES INFÉRIEURS DE VÉGÉTAUX (1)

Par M. P.-A. DANGEARD

(NOTE PRÉLIMINAIRE)

Le noyau de la cellule, malgré de nombreux travaux, est loin d'être bien connu dans sa structure et les modifications qu'il subit ; son existence n'a pas encore été signalée dans tous les groupes, et elle est mise en doute en ce qui concerne quelques êtres occupant la base des deux règnes, les Vampyrelles, par exemple.

J'ai porté mes recherches sur trois groupes : 1° Vampyrellées ; 2° Synchytriées ; 3° Ancylistées.

1° VAMPYRELLÉES. — M. Zopf, une première fois, a indiqué un seul noyau chez la *Vampyrella pendula* et la *Vampyrella variabilis* (2). Un peu plus tard, il attribue plusieurs noyaux à la *Vampyrella* (*Leptophrys*) *Kutzingii* Zopf (3). Dans ces conditions, le doute était d'autant plus permis que ces êtres absorbent diverses cellules nucléées et qu'une confusion avait pu facilement s'établir. Mes observations ont porté sur deux espèces : *Vampyrella vorax* et *Vampyrella Spirogyræ*. Les résultats se sont

(1) Extrait des comptes-rendus de l'Académie des Sciences, n° 5, 29 juillet 1889.

(2) Zopf. Beitrage zur Morphologie und Biologie niederen Pilzthiere.

(3) Zopf, Untersuchungen über Parasiten aus der Gruppe der Monadinen.

présentés avec une grande netteté. Dans la première espèce, le protoplasma forme une couche tapissant la paroi du sporange ; de nombreuses granulations y sont orientées en réseau, et c'est à l'intersection des mailles que se trouvent les noyaux ; il y en a un nombre qui varie entre 10 et 30 environ ; dans ces noyaux, le nucléole se colore fortement et même, dans certains cas, la zone qui l'entoure ; ces noyaux ont 2 μ. Dans la *Vampyrella Spirogyræ*, le réseau de granules semble manquer, les noyaux sont souvent plus petits (1 μ), sans nucléole apparent (1).

2° SYNCHYTRIÉES. — L'espèce étudiée est le *Synchytrium Taraxaci*. La zoospore ne possède qu'un seul noyau nucléolé ; une fois arrivée dans les tissus de l'hôte, elle perd ses cils, s'arrondit, et cette cellule augmente rapidement de volume ; le noyau occupe le centre, il augmente lui-même de volume dans des proportions très grandes ; la cellule ayant atteint un diamètre de 94 μ, celui du noyau est de 14 μ, le nucléole mesurant 8 μ, ce qui est très remarquable. A partir de ce moment, le noyau se divise très activement par des bipartitions successives ; ces noyaux restent quelque temps groupés ensemble, puis, tout en continuant à se diviser, ils se dispersent dans toute la cellule ; leur diamètre descend à 4 μ, le nucléole mesurant 2 μ. Leur structure s'est également modifiée : le noyau primitif avait un nucléole très dense, sphérique, riche en chromatine ; la zone entourant le nucléole était elle-même composée de protoplasma dense, parfois légèrement granuleux sur l'un des côtés ; maintenant les noyaux sont elliptiques, vésiculeux, le nucléole est superficiel et n'est plus représenté que par un petit amas irrégulier de chromatine. La même cellule peut posséder de 150 à 300 de ces noyaux et parfois davantage. Plus tard, la chromatine s'égrène en nombreux petits îlots disposés régulièrement ; le contour des noyaux disparaît et des cloisons se montrent ; ces

(1) Nous devons faire remarquer qu'une erreur qui s'est glissée dans le titre de cette communication tendrait à faire croire que nous plaçons maintenant les Vampyrelles parmi les végétaux ; il n'en est rien, les Vampyrelles sont toujours pour nous des Rhizopodes.

cloisons sont minces, régulières, réfringentes et délimitent un certain nombre de *sores* polyédriques. Les petites plages de chromatine disparaissent un peu plus tard ; le protoplasma de chaque sore se colore très fortement, ne permettant plus de faire la distinction des noyaux ; ces derniers ne se montreront différenciés qu'au moment de la formation des zoospores.

Le *Synchytrium Taraxaci* sera très favorable, il semble, pour étudier le rôle de noyau.

3° Ancylistées. — L'espèce étudiée est l'*Ancylistes Closterii* qui vit en parasite à l'intérieur des *Closterium*. Au début, les filaments du protoplasma possèdent des noyaux régulièrement disposés en une file unique ; ils se colorent uniformément, ne laissant pas voir de nucléole. En se multipliant par simple division, ils deviennent très nombreux dans les individus adultes ; lorsque ceux-ci se cloisonnent en sporanges, les noyaux restent distincts et ne paraissent pas subir les modifications notées plus haut dans les *Synchytrium*.

On peut également suivre les noyaux dans l'oospore, alors qu'elle vient de recevoir le protoplasma mâle par un tube de communication ; plus tard, l'endospore et l'exospore entravent l'action des réactifs, Dans les cas les plus favorables, on voit dans chaque oospore sept ou huit taches chromatiques assez irrégulières, au milieu d'un protoplasma très dense renfermant quelques petites vacuoles ; il y a eu diminution du nombre des noyaux, cela paraît certain ; cette diminution est-elle due à une fusion des noyaux du protoplasma mâle avec ceux du protoplasma femelle ? Nous ne voudrions rien affirmer, n'ayant pas suivi les phases intermédiaires, mais cela paraît probable, étant données les observations récentes de plusieurs auteurs et les nôtres.

Si le fait devenait démontré, on aurait une preuve que l'acte ultime de la fécondation est une fusion des noyaux, aussi bien lorsque les éléments mâles et femelles sont pluri-nucléées que lors qu'ils ne possèdent qu'un seul noyau.

ESSAI SUR L'ANATOMIE

DES CRYPTOGAMES VASCULAIRES

Par M. P.-A. DANGEARD

Ce Mémoire comprend une Introduction et deux Parties.

La première partie a pour objet l'étude anatomique du groupe si nombreux en espèces des *Selaginella*.

La seconde partie est divisée en trois chapitres : le premier est un résumé des résultats obtenus intéressant l'anatomie générale ; le second renferme un essai d'application de ces résultats à l'ensemble des Cryptogames vasculaires ; le troisième contient la réfutation d'une théorie sur la structure des Cryptogames.

INTRODUCTION

L'anatomie des Cryptogames vasculaires a donné lieu à de nombreux travaux : on connait bien la structure et la disposition des éléments du système conducteur dans un grand nombre d'organes : la tige surtout a été particulièrement étudiée ; mais la grande difficulté dans cette partie de l'anatomie est d'arriver à pouvoir généraliser ces notions particulières de manière à les faire rentrer dans un plan général qui en facilite l'étude.

Russow, dans un Mémoire bien connu (1), donne de nombreux détails sur la structure des Marsiliacées, des Fougères, des Lycopodiacées ; pour ce savant, le faisceau des Selaginelles est construit sur le type de celui des Fougères ; les faisceaux des Isoëtes

(1) E. Russow. Vergleichende Untersuchungen (Mémoires de l'Académie impériale des sciences de Saint-Pétersbourg, 1872).

rappellent ceux des Ophioglosses, tandis que ceux des *Lycopodium*, des *Tmesipteris* et des *Psilotum* se rapprochent de ceux des racines (1).

De Bary, suivi par beaucoup d'anatomistes, attribue aux Fougères en général des faisceaux concentriques, à bois central entouré plus ou moins complètement par le liber ; les cordons libéro-ligneux des *Equisetum*, ceux des *Ophioglossum* et des *Osmunda* seraient des faisceaux collatéraux ordinaires ; le système conducteur des *Lycopodium*, des *Selaginella*, des *Tmesipteris*, des *Psilotum*, est étudié avec celui des racines (2) ; il serait formé de faisceaux radiaux.

MM. Van Tieghem et Douliot ont considéré récemment les faisceaux concentriques comme représentant chacun un cylindre central, une *stèle ;* en appliquant cette idée à l'ensemble des Cryptogames vasculaires, ils ont distingué les tiges en monostéliques et polystéliques, selon qu'elles possèdent une ou plusieurs stèles ; si ces stèles sont soudées en cercle dans la tige, celle-ci est gamostélique ; elle est dialystélique, s'ils restent isolés (3).

Il reste encore beaucoup à faire dans cette voie. En effet, de quelle nature est le *faisceau* des Cryptogames vasculaires ? Existe-t-il avec des caractères identiques chez toutes les plantes ? Est-il comparable à celui des Phanérogames ? Toutes les combinaisons qu'il forme sont-elles nécessairement des stèles ? Il y a encore un point important resté dans l'ombre : la structure de la tige ne serait-elle point étroitement liée à la disposition des feuilles ; si ce que nous avons dit ailleurs de l'axe est vrai (4), on doit s'attendre à rencontrer une étroite concordance entre la structure de l'axe et le cycle foliaire.

Il y aurait encore à signaler un essai de généralisation dû à

(1) E. Russow. Loc. cit., p. 128.

(2) De Bary. Vergleichende. Anatomie, p. 361-365.

(3) Van Tieghem et Douliot. Sur la polystélie (Annales des Sciences naturelles, 7e série, t. 3). — Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires (Ann. des Sc. nat., 7e série, VIII, 1888).

(4) P. A. Dangeard. Recherches de morphologie et d'anatomie végétales (*Le Botaniste*, 1re série, 5e fascicule, p. 175-182).

M. Bertrand : d'après cet auteur, le système conducteur des Cryptogames vasculaires ne serait qu'une combinaison plus ou moins compliquée de faisceaux bipolaires (1). M. Bertrand est ainsi conduit à voir des fasciations de stipes (tiges) un peu partout : chez les *Tmesipteris*, les *Psilotum*, les *Equisetum*, les *Fougères*, les *Calamites*; de telles conséquences ne sont pas de nature à faire accepter facilement cette théorie ; ce qui est plus grave, c'est que M. Bertrand est obligé, de par cette théorie, d'attribuer à l'avance une marche déterminée à la différenciation des éléments ligneux et libériens ; or cette marche, établie *a priori*, est en contradiction avec les faits ; nous en donnerons la preuve par la suite.

Lorsqu'on veut déterminer le faisceau normal d'une Dicotylédone, par exemple, il n'est pas rare que l'on soit obligé de recourir à l'examen du « phyton » (2) dans une bonne partie de son étendue, afin de se mettre en garde contre les divers aspects provenant des combinaisons de ces faisceaux entre eux ; ces combinaisons sont en effet très fréquentes ; elles affectent les dispositions les plus bizarres et les plus variées, formant des courbes, des V, des anneaux irréguliers, des arcs, etc.; le maximum de complication se trouve fréquemment dans le pétiole, parfois aussi dans les grosses nervures de la feuille et dans le rachis.

En général, la complication est d'autant plus grande que le phyton est lui-même plus développé et possède dans son limbe un plus grand nombre de nervures.

Si, au contraire, le phyton est petit, si le limbe de la feuille ne possède qu'une seule nervure médiane, par exemple, le faisceau s'y montrera dans toute sa netteté et il se continuera sans grandes modifications dans le pétiole s'il en existe et dans le rachis.

Il serait logique de suivre la même marche dans l'étude des

(1) Bertrand. Théorie du faisceau (Bullet. sc. du Nord, I. 1880) et Archives Botaniques du Nord de la France. vol. I.

(2) Le « phyton » est l'individualité foliaire à son grand complet, avec sa partie caulinaire ou rachis et sa partie appendiculaire ou feuille. Voir : P. A. Dangeard. *Loc. cit.*

Cryptogames vasculaires ; jusqu'ici on ne l'a pas fait ; l'attention s'est portée plus particulièrement sur le groupe des Fougères où le phyton est généralement très développé, où les combinaisons de faisceaux sont par suite très nombreuses. Prenons au contraire une Sélaginelle, un Lycopode, un *Tmesipteris ;* le limbe de la feuille est petit ; il ne possède qu'une seule nervure médiane ; c'est là que doit se trouver le faisceau normal, l'*unité* à choisir en anatomie végétale.

Lorsque cette unité sera bien déterminée, il sera possible de la dégager de ses combinaisons avec les modifications qu'elle subit, soit dans la tige de ces mêmes plantes, soit dans le phyton des autres Cryptogames vasculaires.

Comme point de départ dans l'étude des Cryptogames vasculaires, le genre *Selaginella* offre des conditions toutes particulières ; nous venons de dire que le phyton y est très petit, que nous avons chance d'y rencontrer le faisceau normal à choisir comme unité ; d'autre part, la disposition du système libéro-ligneux de la tige se présente avec de très grandes différences, différences que l'on n'a su jusqu'ici à quoi attribuer ; c'est ce qui nous a engagé à entreprendre ce travail.

PREMIÈRE PARTIE

Monographie anatomique des Sélaginelles

Le genre *Selaginella* contient un grand nombre d'espèces (1) ; ces espèces ont toutes entre elles un air de parenté très étroit ; malgré cela, la structure de ces plantes varie dans des limites très grandes et il est difficile, à un premier examen, de distinguer au milieu des différences spécifiques un plan d'ensemble.

(1) Spring. Monographie de la famille des Lycopodiacées (Mém. de l'Acad. roy. de Belgique, 1842 et 1849).

Pour classer ces espèces, on s'est appuyé sur la nature des feuilles qui peuvent être soit toutes semblables, soit de deux sortes (1). On a ainsi deux grandes divisions celles des *Homotropæ* et celle des *Dichotropæ*. Dans la première, les feuilles sont opposées (*S. uliginosa*, etc.), ou disposées suivant des cycles très variables 3/8, 5/13, etc. Dans la seconde division, elles sont placées en quatre séries longitudinales. Examinons de quelle façon : la tige est généralement aplatie parallèlement au sol ; elle porte à sa face supérieure deux séries de petites feuilles (feuilles intermédiaires) ; à sa face inférieure deux séries de feuilles plus grandes (feuilles latérales), ces dernières insérées non loin des extrémités du grand diamètre de l'axe. Elles sont disposées par deux au même niveau, une feuille intermédiaire et une feuille latérale. Ces feuilles portent à leur face interne, celle qui regarde la tige, un petit appendice parenchymateux, désigné sous le nom de ligule.

Russow (2) décrit les particularités de structure de ces feuilles : il note la présence de cellules épidermiques semblables chez les *S. Galeottii* et *S. Kraussiana*, contrairement à ce qui existe chez la plupart des autres espèces ; la structure du faisceau de la feuille est également indiquée.

Les feuilles de l'épi fructifère ou bractées sont généralement plus petites que les autres ; on trouve à leur base, au-dessous de la ligule, le sporange que M. Russow considère comme un axe alors que M. Sachs (3) le décrit comme une production de la feuille.

La tige possède un ou plusieurs cordons libéro-ligneux ; on connaît les figures de Sachs (4) reproduites dans tous les traités généraux. Dans le cas d'un cordon libéro-ligneux unique, ce dernier est allongé en une bande dirigée suivant le grand diamètre

(1) Voir : Braun. Revisio Selaginellarum Hortensium (Ann. des Sc. nat., 4e série. Botanique, tome XIII).

(2) Russow. *Loc. cit.*, p. 136-137.

(3) Sachs. Lehrbuch der Botanik.

(4) Sachs. Loc. cit.

de l'axe ; il donne insertion à ses extrémités droite et gauche aux faisceaux foliaires.

Les *S. Kraussiana*, *Galeottii* (1) et la plupart des Sélaginelles articulées (2) ont deux cordons ligneux dans leur tige. D'autres espèces possèdent trois, quatre et même jusqu'à douze cordons ligneux (*S. Lyallii*) (3) ; leurs relations avec les feuilles restent à établir (4) ; on verra plus loin dans ce travail quels sont ces rapports.

Russow a bien vu que le cordon libéro-ligneux, lorsqu'il est unique, est diarche à développement centripète ; le protoxylème occupe les deux extrémités de la bande ligneuse et le métaxylème se forme de ce point vers le centre ; autour du bois, se trouve le liber.

M. Van Tieghem appelle tiges *périxyles* les tiges où le protoxylème se forme vers la périphérie et se continue vers le centre par du métaxylème ; il range dans cette catégorie les Sélaginelles à un seul cordon libéro-ligneux (5) ; pour ce savant, la structure de la tige devient alors toute pareille à celle de la racine ; nous verrons qu'il y a certaines réserves à faire.

M. Leclerc du Sablon, tout récemment, signale des épaisissements sur la paroi des cellules qui forment les trabécules ; cette assise serait donc l'endoderme (6).

A l'occasion de cette note, M. Vladescu, indique dans une communication préliminaire, les résultats principaux auxquels il est arrivé sur la structure de la tige des Sélaginelles (7).

Ces résultats doivent fixer notre attention.

Ainsi que l'ont établi Hofmeister, Pfeffer, Treub, la tige des

(1) Naegeli. Beitr. ; Hofmeister. Vergleichende Untersuchungen.

(2) A. Braun. Monatsber. d. Berl. Académie, 1865.

(3) A. Braun. Loc. cit.

(4) De Bary. Loc. cit., p. 293.

(5) Van Tieghem. Traité de Botanique, 2e édition, p. 763.

(6) Leclerc du Sablon. Sur l'endoderme de la tige des Sélaginelles (Journal de Botanique, 16 juin 1889).

(7) Vladescu. Communications préliminaires sur la structure de la tige des Sélaginelles (Journal de Botanique. 16 août 1889).

Sélaginelles croît à son sommet par une cellule unique (rarement plus), généralement à deux faces, qui produit à droite et à gauche des segments (1).

« Chaque segment se divise d'abord par une cloison anticline verticale, en deux moitiés inégales, correspondant aux rangées des feuilles.

» Chaque moitié de segment se comporte comme il suit ; par une cloison péricline tangentielle, située vers son tiers interne, elle se divise en deux cellules dont une plus petite interne et une autre plus grande externe.

» La grande cellule *externe* se divise ensuite encore une fois par une autre cloison parallèle à la précédente, en deux cellules inégales. Chaque moitié de segment se trouve de la sorte divisé en trois cellules inégales, la plus grande étant la plus externe. »

D'après M. Vladescu, la cellule interne donne naissance au bois et au liber ; on connaît la structure du bois. Le liber est formé de deux parties ; l'une, entourant directement le bois, formée de cellules allongées, petites, riches en protoplama ; c'est pour l'auteur le *parenchyme fasciculaire ;* nous considérons ces cellules comme analogues aux cellules annexes du faisceau chez les Phanérogames.

Un tissu formé de tubes criblés entoure le tout ; ils se différencient comme le bois à partir des extrémités.

La cellule *moyenne* donne naissance : 1° à une couche de cellules qui entoure les tubles criblés, ce serait le péricycle ou son analogue ; 2° aux trabécules endodermiques qui restent simples ou se divisent du côté de l'écorce par des cloisons radiales et tangentielles ; 3° à l'écorce interne.

La cellule *externe* donne naissance à l'écorce externe et à l'épiderme.

La tige des Sélaginelles est souvent très ramifiée ; les branches se développent dans le même plan, simulant des dichotomies ;

(1) Pfeffer. Die Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella* Bonn 1871.
Treub. Recherches sur les organes de végétation de *Selaginella Martensii* Leiden, 1877.

chez nombre d'espèces, à ces dichotomies, on trouve des organes particuliers désignés par Braun sous le nom de *porte-racines* (1); il peut en exister deux de chaque côté, perpendiculaires au plan de ramification ; l'un des deux avorte fréquemment.

Comme ces organes n'ont pas de coiffe, tant qu'ils n'ont pas atteint le sol, Braun les considérait comme étant de nature caulinaire : MM. Russow (2) et Van Tieghem (3) y voient des racines.

M. Braun a vu l'exception très remarquable offerte par le *S. Kraussiana ;* le protoxylème du porte-racines est central au lieu d'être latéral.

M. Treub a indiqué (4) comment se forment les racines à l'extrémité de ces organes.

Nous allons maintenant aborder la description anatomique des espèces; ces dernières n'ont pas été prises au hasard ; leur choix a été déterminé par le travail de Braun (5) on verra ainsi mieux jusqu'à quel point il y a concordance entre les caractères externes et les caractères internes ; nous essaierons de faire ressortir les relations qui existent entre la disposition des phytons et la structure de la tige ; aussi avons-nous suivi dans ce but la course des faisceaux dans un grand nombre de cas ; enfin, la structure de la feuille est indiquée pour chacune des espèces étudiées.

(1) Braun. Beitrage zur wissensch. Botanik IV, 1868.

(2) Russow. *Loc. cit.*

(3) Van Tieghem. Traité de Botanique, p. 1301.

(4) Treub. *Loc. cit.* — Consulter également sur tous ces points : Dr Sadebeck. Die Gefass kryptogamen (Handbuch der Botanik von Dr Schenk, I Band.)

(5) Braun. Revisio Selaginellarum. *Loc. cit.*

SECTION I. — HOMOTROPAE

A. Polystichae

A. CYLINDROSTACHYAE

1. *S. spinulosa* A. Br., (fig. 1-2, pl. X). Section de la tige sphérique : écorce formée de cinq ou six assises de cellules ; cellules épidermiques à paroi externe épaisse, cutinisée, endoderme avec épaisissement annulaire médian.

Stèle unique à section arrondie, bois présentant quatre pointements de protoxylème équidistants, ou trois, par réunion de deux ensemble (fig. 1) ; de ces pointements, se détachent les faisceaux des feuilles. Liber entourant le bois, non divisible en plusieurs couches sur les échantillons d'herbier.

Feuilles disposées suivant les cycles 3/8, 5/13, 8/21 etc. (Braun) ; elles sont lancéolées avec trois ou quatre protubérances parenchymateuses sur chaque bord ; épiderme inférieur et épiderme supérieur semblables, formés par des cellules quadrangulaires, allongées suivant l'axe (fig. 2) ; stomates localisés vers la partie moyenne et supérieure ; mésophylle rameux, mince et séparé sur les échantillons d'herbier, de la face supérieure.

B. TETRAGONOSTACHYAE

2. *S. rupestris* Spr. (fig. 3-4 et 9, pl. X). Section de la tige sphérique avec cannelures ; écorce épaisse à cellules petites ; les plus externes ont toutes leurs membranes lignifiées et épaisses et forment un anneau de stéréome ; recouvrant ce stéréome, des coussinets chlorophylliens persistent *au-dessus* du départ du limbe de chaque feuille, jusqu'à la feuille supérieure ; nombreux faisceaux foliaires dans l'écorce (fig. 3).

Stèle unique à section elliptique. Bois formant, suivant le grand axe, une bande dont les deux extrémités *obtuses* et *larges* sont

composées de protoxylème ; tous les faisceaux foliaires partent de ces extrémités ; liber entourant le bois (fig. 3).

Feuilles serrées les unes contre les autres suivant le cycle approché 5/13 (Braun) ; elles sont lancéolées, étroites, avec une longue pointe terminale ; poils unicellulaires sur les bords ; épiderme inférieur et supérieur formés par des cellules allongées suivant l'axe, quadrangulaires ; mésophylle chlorophyllien épais, rameux ; stomates localisés dans un sillon longitudinal médian de la face inférieure (fig. 9, s).

B. Tetrastichae

3. *S. uliginosa* Spr. (fig. 5-8, pl. X). Section de la tige rectangulaire ; écorce constituée par trois ou quatre assises de cellules polyédriques, à parois lignifiées ; cellules épidermiques petites, à lumière presque entièrement bouchée par un épaississement des membranes ; coussinets chlorophylliens du rachis, précédant d'assez loin la séparation du limbe de la feuille (fig. 6, c) ; trabécules endodermiques longs, étroits, parfois rameux.

Stèle à section rectangulaire (fig. 6). Bois avec quatre pointements de protoxylème occupant les angles du rectangle ; les faisceaux foliaires viennent s'y insérer ; sur les grosses branches, à la partie inférieure des tiges, les quatre cordons ligneux foliaires constituant la stèle sont groupés par deux (fig. 6) ou isolés complètement les uns des autres ; cette disposition est représentée fig. 8. Le liber entoure la stèle, si elle existe, ou chacun des cordons ligneux : on peut y distinguer les cellules annexes entourant le bois, plus extérieurement les tubes criblés et enfin l'assise cellulaire externe (fig. 7).

Les feuilles sont opposées par deux ; leur section est large ; les deux épidermes sont semblables, à cellules allongées ; le mésophylle est rameux, épais, homogène ; les stomates sont localisés sous la nervure, à la face inférieure ; le faisceau foliaire est entouré, à la base du limbe, par un large étui de vaisseaux desservant le coussinet chlorophyllien du rachis (Fig. 5, t).

4. *S. pumila* Spr. (fig. 10-11, Pl. X). La tige a une section carrée : l'épiderme et les trois ou quatre assises de cellules de l'écorce ont leurs membranes épaisses et lignifiées (fig. 10.)

Stèle unique, très petite à deux pointements de protoxylème.

Feuilles larges opposées ou dispersées ; épiderme à cellules plissées sur les deux faces (fig. 11) ; stomates, peu nombreux, à la face inférieure.

SECTION II. — DICHOTROPAE

A. Tetragonostachyae

A. CONTINUAE

A. REPENTES

5. *S. apus* Spr. (fig. 12-13, pl. X). Section de la tige tétragone ; écorce mince ; épiderme régulier à cellules petites ; deux ou trois assises de grandes cellules polyédriques ; trabécules endodermiques se divisant de très bonne heure dans leur partie externe ; il se forme ainsi une file de quelques cellules en tonnelet, pouvant elles-mêmes se diviser par des cloisons radiales ; ces trabécules forment des replis dans la lacune ; leur partie interne (endoderme) reste très courte et montre un anneau d'épaississement (fig. 12).

Stèle unique, très faible, à deux pointements de protoxylème ; métaxylème nul ou presque nul. Liber peu développé ; périphragme distinct (fig. 12).

Feuilles dimorphes à bords dentés; épiderme supérieur (1) des feuilles latérales formé de cellules hexagonales renfermant chacune un gros chromatophore ; épiderme inférieur rectangulaire, plissé à la partie supérieure du limbe ; section transversale montrant les deux épidermes en contact sur les bords de la feuille

(1) Pour nous, la face supérieure de la feuille, est la face interne, celle qui porte la ligule ; la face inférieure est la face externe ; avec cette explication préalable, l'emploi de ces expressions ne peut avoir aucun inconvénient.

(fig. 13) ; les cellules à gros chromatophores ont la forme d'une pyramide tronquée ; mésophylle rameux peu abondant ; stomates peu nombreux à la face inférieure.

Feuilles intermédiaires deux ou trois fois plus petites, à longue pointe, pressées contre la tige ; épiderme inférieur à gros chromatophore et cellules hexagonales, épiderme supérieur à cellules allongées ; stomates rares, sur la face inférieure, près la nervure ; parfois aussi sur les bords de la face supérieure.

6. *S. denticulata* Lk. Section de la tige bilatérale avec une ou deux côtes ; écorce épaisse de cinq à six assises de cellules polyédriques moyennes ; épiderme et cellules externes de l'écorce lignifiées ; trabécules endodermiques semblables à ceux de l'espèce précédente.

Stèle unique à deux pointements de protoxylème réuni en bande par du métaxylème.

Structure des feuilles sur le type de *S. apus* avec mésophylle rameux plus abondant.

7. *S. uncinata* Spr. (fig. 14-19, Pl. X). Section de la tige bilatérale avec une ou deux côtes, écorce épaisse ; épiderme et cellulles externes petites, lignifiées ; trabécules endodermiques près du sommet des rameaux, étroits, longs, avec un épaisissement annulaire médian ; plus bas, ils présentent le mode de division ordinaire, (fig 15, c.)

Stèle comprenant : 1° une bande ligneuse diamétrale, avec deux pointements de protoxylème à ses extrémités, donnant insertion aux faisceaux foliaires (fig. 14, f) ; 2° un coin ligneux médian, perpendiculaire à cette bande ayant un pointement de protoxylème à sa pointe externe. Liber bien développé, comprenant cellules annexes, tubes criblés, périphragme, ce dernier peu visible en certains points (fig. 15) : à chaque dichotomie, la stèle du rameau le plus faible ne possède que la bande libéro-ligneuse ordinaire ; le coin ligneux ne s'isole que plus haut ; cette disposition est schématisée fig. 19.

Face ventrale de la tige portant de nombreux porte-racines qui se détachent aux dichotomies (fig. 16, p) ; faisceau arrondi ; bois

en forme de coin ; protoxylème occupant la pointe : liber homogène entourant le bois excepté à la pointe ; assise irrégulière de cellules dont les cloisons radiales et tangentielles se lignifient (endoderme) : pas de trabécules ; écorce composée de sept ou huit assises de cellules, recouverte par un épiderme.

Feuilles latérales, larges, obtuses, à bords formés de plusieurs files de petites cellules fibreuses incolores ; épiderme supérieur constitué par des cellules hexagonales (fig. 17), à gros chromatophores ; épiderme inférieur à cellules allongées, plissées, avec stomates ; mésophylle rameux entre les deux épidermes (fig. 18).

Feuilles intermédiaires à extrémités allongées, obtuses ; structure inverse de celle des feuilles latérales ; couche à chromatophores et stomates à la face inférieure.

B. ADCENDENTES

* *Persistentes*

8. *S. Martensii* Spr. *γ compacta* Br. (fig. 1-3, pl. XI). La section de l'axe entre les deux premières feuilles et la spore dans une germination est sphérique ; au-dessous de l'épiderme se trouvent une, deux ou trois assises de grandes cellules polyédriques : le cylindre central ne comprend qu'une trachée centrale ou latérale par rapport à deux ou trois vaisseaux plus larges ; le liber est également peu abondant (fig. 1).

Au-dessus des deux premières feuilles, l'écorce conserve ses caractères ; mais la stèle devient régulière ; il y a deux faisceaux ligneux, composés chacun d'une trachée et de deux ou trois vaisseaux plus larges ; ils donnent insertion aux faisceaux foliaires ; ils sont entourés de petites cellules libériennes (fig. 2).

Les trabécules endodermiques sont assez fréquemment unicellulaires, étranglés dans leur milieu, au niveau de l'épaississement annulaire.

La section des rameaux adultes présente de notables différences ; l'écorce est formée par une épaisseur de quinze à seize couches de cellules dont les plus extérieures ainsi que l'épi-

derme, ont leurs membranes lignifiées ; les trabécules endodermiques remplissent la lacune ; ce sont des cellules rondes produites par l'endoderme à la façon ordinaire.

La stèle comprend bien deux faisceaux ligneux opposés ; mais ils sont réunis en une bande large par un métaxylème abondant ; le liber est composé de petites cellules allongées ; leur diamètre augmente vers l'extérieur où se trouve le périphragme : ce dernier montre deux assises de cellules assez larges, à forte paroi, vers la partie médiane de la stèle et se réduit à une seule couche ou même disparaît complètement aux extrémités.

Enfin, vers le tiers supérieur de l'intervalle compris entre deux ramifications, on trouve un troisième faisceau à la stèle, ayant la même structure que les deux autres ; il ne donne pas tout d'abord insertion aux faisceaux des feuilles ; on peut l'appeler cordon ou faisceau *anastomotique* ; au départ des rameaux, il se divise en deux et fournit ainsi, à droite et à gauche, le cordon foliaire interne de chaque branche (fig. 3).

Le coin libéro-ligneux du porte-racines s'insère entre les deux stèles au moment de leur séparation et ne modifie pas la course des faisceaux qui vient d'être indiquée ; la structure de cet organe ne présente rien de particulier.

Feuilles dimorphes : feuilles latérales larges, obtuses, dentées, un peu courbées en faux ; épiderme inférieur à cellules très allongées, légèrement plissées : cellules fibreuses sur le limbe et aussi sur les bords où elles forment une bande ; stomates localisés sous la nervure ; épiderme supérieur à cellules hexagonales, renfermant un gros chromatophore ; mésophylle rameux.

Feuilles intermédiaires de trois à cinq fois plus petites longuement aristées ; dentées avec dents souvent prolongées en poils ; structure inverse de la précédente ; stomates localisés sous la nervure de la face inférieure à gros chromatophores.

9. *S. atro-viridis* Spr. (fig. 4 et 16, pl. XI). L'écorce ressemble à celle de l'espèce précédente ; la stèle est également très développée, mais on voit (fig. 4) que le nombre des faisceaux qui la constituent varie entre deux et quatre ; les deux externes sont

les cordons foliaires ; les autres sont anastomotiques, occupent le milieu ou les bords de la stèle ; ils ont la même structure que les autres et se trouvent tous réunis plus tard par leur métaxylème.

Feuilles latérales très larges, légèrement courbées en faux ; dentées finement sur leur bord supérieur, l'inférieur restant lisse ; une bande de cellules fibreuses, de chaque côté de la nervure, fait paraître la feuille trinerviée.

Feuilles intermédiaires trois fois plus petites, dentées sur leurs deux bords, longuement acuminées.

Structure de ces feuilles semblable à celle de l'espèce précédente.

Faisceau foliaire bien développé, constitué par une masse centrale de petits vaisseaux, entourés par des cellules conductrices en assez grand nombre (fig. 16) ; vers le haut du limbe, le diamètre des vaisseaux extérieurs devient plus grand.

10. *S. monospora* (fig. 5-7, pl. XI). La stèle a une section bilatérale, avec un sillon séparant, de chaque côté, les feuilles latérales des feuilles intermédiaires (fig. 7).

L'écorce est peu épaisse : les trabécules endodermiques sont très longs, rétrécis vers leur milieu au niveau de l'épaississement.

La course des faisceaux est indiquée fig. 6 : on voit que la stèle possède deux faisceaux, plus généralement trois : le médian est anastomotique ; les détails de structure de la stèle sont représentés fig. 5.

Feuilles latérales dentées sur leurs deux bords, courbées en faux, presque obtuses.

Feuilles intermédiaires beaucoup plus petites, longuement acuminées, dentées.

Structure des feuilles identique à celle des espèces précédentes.

** *Rediviviae*

11. *S. increscentifolia* Spr. La section de la tige est assez régulièrement sphérique sur les branches ordinaires ; épiderme régulier, trois rangées de grandes cellules polyédriques à l'écorce ; une assise de cellules coniques tapissant la lacune.

Stèle unique en bande diamétrale.

Feuilles latérales, surtout les inférieures, avec bord supérieur arrondi, plus développé que l'autre ; bords dentés (poils), avec bande de cellules fibreuses ; limbes paraissant trinerviés, par suite de la présence de deux bandes de cellules fibreuses lignifiées, de chaque côté de la nervure ; épiderme supérieur à cellules hexagonales à gros chromatophores ; quelques-unes de ces cellules, vers l'extrémité du limbe et son bord inférieur sont développées en *poils*, particularité qui semble très rare chez ces plantes ; épiderme inférieur à cellules allongées, modifiées en cellules fibreuses, pour former les deux bandes longitudinales signalées plus haut ; stomates localisées sous la nervure ; mésophylle rameux, épais, formé par des cellules en cordon, avec très *larges méats*.

Feuilles intermédiaires deux fois plus petites, longuement acuminées, dentées ; pas de poils sur le limbe ; bande de cellules fibreuses n'existant que sur les bords ; structure inverse de celle des feuilles latérales.

C. PROCERÆ

* *Erectæ*

12. *S. Inæqualifolia* Spr. (fig. 8-9 et 17, pl. XI). La section de la tige est bilatérale, avec deux sillons, et un dos large arrondi ; l'écorce est épaisse de treize ou quatorze assises de cellules dont les plus externes ainsi que l'épiderme sont petites ; les membranes des cellules de l'écorce sont épaisses et lignifiées ; sur les dernières ramifications, l'épaisseur de l'écorce est beaucoup moindre et les cellules ont des parois cellulosiques ou peu lignifiées.

Il existe trois bandes libéro-ligneuses : la médiane a la structure ordinaire avec deux pointements ligneux donnant, à chaque extrémité, insertion aux faisceaux foliaires ; parfois un pointement latéral de protoxylème représentant un faisceau anastomotique. Les deux autres bandes ligneuses latérales se forment de la

manière suivante : en allant de bas en haut, on voit une protubérance se former de chaque côté au milieu de la stèle médiane ; un coin libéro-ligneux à protoxylème externe finit par s'isoler (fig. 8, a) ; assez souvent, au lieu d'un coin ligneux, on peut avoir plus haut une bande libéro-ligneuse ayant la même structure que celle qui lui a donné naissance ; elles peuvent être réunies, selon les niveaux, soit par un endoderme commun, soit chacune par un endoderme particulier ; dans les dernières ramifications, il n'existe qu'une stèle médiane.

Cette disposition du système libéro-ligneux se trouve indiquée fig. 8 et fig. 9 ; les faisceaux foliaires s'insèrent sur la stèle médiane, exceptionnellement sur l'un des cordons latéraux.

On voit (fig. 17) comment la stèle d'insertion des porte-racines se met en relation avec la stèle médiane, parfois aussi, elle s'unit avec les cordons latéraux.

Feuilles presque entièrement semblables à la partie inférieure des tiges, dimorphes sur les rameaux.

Feuilles latérales courbées en faux, avec une bande fibreuse marginale non dentée ; bord supérieur du limbe arrondi à la base ; bord supérieur plus large ; nervure médiane s'élargissant vers le haut.

Feuilles intermédiaires deux ou trois fois plus petites, lancéolées, pointues ; bord inférieur plus développé et arrondi.

Structure de ces feuilles appartenant au type de *S. Martensii*.

** *Scandentes*

13. *S. lævigata* Spr. (fig. 10-11, pl. XI). Grande et belle espèce cultivée fréquemment dans les serres.

La section de la tige est arrondie à son bord supérieur et à son bord inférieur, avec une crête latérale ; l'écorce est très épaisse ; l'épiderme et les cellules externes de l'écorce sont petites, lignifiées et constituent une sorte de stéréome : trabécules endodermiques courts avec épaississement annulaire médian sur les jeunes rameaux, allongés et étranglés vers le milieu sur les rameaux plus âgés.

La disposition générale du système libéro-ligneux est la même que dans *S. inæqualifolia* et due aux mêmes causes. Il faut toutefois noter une différence : les trois bandes ligneuses, surtout à la partie inférieure des tiges, sont très développées et peuvent elles-mêmes se fractionner plus ou moins complètement (fig. 12) ; les faisceaux foliaires partent de la stèle médiane, rarement des stèles latérales.

Une partie de la stèle médiane est représentée en détail fig. 11. On y voit l'endoderme, le bois avec deux pointements de protoxylème, dont l'un reçoit les vaisseaux de la feuille ; le liber divisible en cellules annexes, tubes criblés, ces derniers se relient insensiblement au périphragme.

Les porte-racines sont très gros ; leur structure est représentée en détail fig. 14 ; il y a ici, comme dans la tige, une lacune ; des cellules globuleuses, divisées en deux par une cloison tangentielle, rappellent les trabécules endodermiques ; bien que nous n'ayons pas vu d'épaississement, nous considérons la cellule interne comme représentant l'endoderme. Le bois a la forme d'un coin ; le protoxylème en occupe la pointe : de ce point, s'étend tout autour du métaxylème, une couche de fines cellules libériennes (cellules annexes), plus extérieurement et jusqu'à l'endoderme des cellules plus larges, dont les plus internes sont grillagées. Le coin libéro-ligneux présente une trace de division longtemps avant la séparation des branches (fig. 15).

Feuilles presque semblables à la partie inférieure des tiges, largement espacées sans ordre ; feuilles dimorphes sur les rameaux.

Feuilles latérales courbées en faux, obtuses, non dentées, bande fibreuse marginale très faible ; bord inférieur du limbe très arrondi.

Feuilles intermédiaires de deux à quatre fois plus petites, un peu allongées à leur extrémité qui reste obtuse.

Structure de ces feuilles du type *S. Martensii*, avec mésophylle assez épais.

D. CAULESCENTES

14. *S. caulescens* Spr. (fig. 19 et 22, Pl. XI). La section de la tige et des stolons est arrondie; elle devient sur les rameaux irrégulièrement tétragone; dans le premier cas, l'écorce est très épaisse, ses cellules externes sont lignifiées; pour trouver les trabécules endodermiques encore simples, il faut examiner les tissus jeunes; plus tard, il se forme d'abord une cloison tangentielle ; la cellule interne conserve son aspect ; la cellule externe se divise par une cloison radiale ; de nouvelles cloisons se produisent (fig. 19); il en résulte un tissu qui remplit la lacune.

La stèle est unique; le bois a deux pointements de protoxylème; au-dessous des rameaux, on en trouve un troisième latéral; nous avons vu leur signification en particulier chez *S. Martensii*; les cellules annexes du liber sont bien distinctes, forment une mince bande autour du bois; la couche à cellules grillagées est large vers le milieu de la stèle, réduite ou absente vers les extrémités; il est assez difficile de la séparer de l'assise externe du périphragme; il reste donc jusqu'à nouvel ordre pour nous, quelque incertitude au sujet de l'origine différente de ces deux parties.

Les cordons foliaires qui se rendent dans le limbe sont entourés, dans l'écorce de la tige, par une lacune avec trabécules endodermiques; ces cordons sont constitués par une bande de protoxylème entouré de liber (fig. 22).

Les feuilles de la partie inférieure des tiges sont semblables; elles sont dimorphes sur les rameaux.

Feuilles latérales ovales, oblongues, falciformes, acuminées; bord supérieur avec dents, dont les inférieures sont prolongées en poils; bord inférieur entier, cordé à la base; épiderme supérieur à cellules rectangulaires, allongées de chaque côté de la nervure, à cellules hexagonales ou quadrangulaires sous la nervure et les bords du limbe; épiderme inférieur à cellules allongées rectangulaires, excepté sous la nervure où se trouvent les stomates.

Feuilles intermédiaires trois fois plus petites, longuement

acuminées, dentées sur leurs deux bords; structure inverse de la précédente.

Le mésophylle est dense et les cellules ne laissent entre elles que de faibles méats.

15. S. *flabellata* Spr. (fig. 18 et 20-21, pl. XI). La structure de la tige, des stolons et des rameaux, ressemble beaucoup (fig. 18 et 21), à celle de S. *caulescens*; les trabécules endodermiques cependant, restent généralement simples plus longtemps et montrent une grande abondance de chlorophylle.

L'examen des feuilles permet d'ailleurs facilement de séparer les deux espèces; les feuilles des stolons et des tiges sont de même forme et pressées contre l'axe; leurs deux épidermes sont semblables avec cellules rectangulaires allongées; stomates localisés sous la nervure de la face inférieure.

Feuilles dimorphes sur les rameaux; feuilles latérales falciformes, acuminées; bord inférieur entier; bord supérieur denté, à dents prolongées en longs poils vers la base; épiderme supérieur à cellules hexagonales avec chromatophore unique, *excepté à la partie interne du bord supérieur*, où les cellules sont rectangulaires; épiderme inférieur à cellules rectangulaires, avec stomates sous la nervure.

Feuilles latérales deux fois plus petites, dentées, légèrement acuminées.

Le mésophylle est épais, peu rameux (fig. 20) et rappelle celui de S. *caulescens*.

16. S. *haematodes* Spr. La section de la tige est irrégulièrement tétragone; les cellules externes de l'écorce forment un anneau de stéréome.

La stèle est unique.

Feuilles dimorphes sur les rameaux; feuilles latérales larges, falciformes, obtuses; bord supérieur denté et arrondi à la base, épiderme supérieur à cellules hexagonales, formant une papille et renfermant un gros chromatophore; épiderme inférieur à cellules rectangulaires; quelques-unes de ces cellules sont fibreuses, très longues, incolores, dispersées et donnent au limbe un aspect

particulier; stomates sous la nervure entourés de cellules courtes; mésophylle rameux à cellules allongées suivant l'axe.

Feuilles intermédiaires oblongues, falciformes, acuminées, dentées irrégulièrement; limbe sans cellules fibreuses, à l'exception d'une petite bande marginale; structure inverse de celle des feuilles latérales.

17. *S. viticulosa* Kl. *in Linnaea* XVIII, (fig. 1, pl. XII). La section des rameaux est arrondie ou légèrement tétragone; l'écorce a une épaisseur moyenne.

La stèle a deux ou trois faisceaux dont les rapports sont ceux que l'on a trouvés chez *S. Martensii*.

Les feuilles latérales sont falciformes, acuminées, dentées sur leurs deux bords, dents prolongées en poils à la base du limbe; bord inférieur fortement arrondi.

Feuilles intermédiaires deux ou trois fois plus petites, acuminées, dentées sur leurs deux bords.

La structure de ces feuilles ressemble à celle de *S. haematodes*; les cellules fibreuses de l'épiderme inférieur sont cependant beaucoup moins différenciées.

18. *S. pubescens* Spr. Cette espèce est très facile à reconnaitre aux nombreux poils que porte la tige; la section d'un rameau est bilatérale, avec un dos arrondi et deux crêtes.

L'écorce est d'épaisseur moyenne, à cellules externes lignifiées.

La stèle forme une bande étroite et longue.

Feuilles dimorphes sur les rameaux; feuilles latérales ovales, obtuses, entières; feuilles intermédiaires deux ou trois fois plus petites, ovales, acuminées.

L'épiderme inférieur des feuilles latérales et l'épiderme supérieur des feuilles intermédiaires sont formés de cellules rectangulaires fortement plissées; l'épiderme opposé montre des cellules hexagonales à gros chromaphore; mésophylle rameux.

E. ROSULATÆ

Dans les trois espèces qui vont être étudiées sous ce titre, un caractère mérite de fixer l'attention : c'est la présence de stomates

sur les deux faces du limbe des feuilles, ce qui constitue une exception particulière à ce groupe.

19. *S. cuspidata* Link β *elongata* Spr. La section de l'axe est irrégulièrement tétragone ; l'écorce est composée d'une quinzaine d'assises de cellules dont les plus externes, à membranes lignifiées, forment un anneau de stéréome.

La stèle est unique, étroite et longue.

Feuilles dimorphes : feuilles latérales ovales, allongées, pointues ou longuement acuminées, falciformes ; bords dentés, ciliés à la base ; bande fibreuse marginale large ; épiderme supérieur avec cellules en papille sauf sur le bord supérieur du limbe où elles deviennent rectangulaires allongées ; épiderme inférieur à cellules rectangulaires plissées.

Feuilles intermédiaires ressemblant beaucoup aux précédentes ; à peine moitié plus petites.

Les stomates, sur les feuilles latérales, sont dispersés à la face inférieure ; ils sont localisés au bord inférieur du limbe sur la face supérieure ; en ce qui concerne les feuilles intermédiaires, les stomates sont localisés sous la nervure de la face inférieure et dispersés sur l'autre face à cellules rectangulaires plissées. Le mésophylle est rameux.

20. *S. convoluta* Walk. Arn.; Spr. La section d'un rameau est sensiblement arrondie ; l'écorce est d'épaisseur moyenne à membranes lignifiées dans les cellules externes ; stèle peu développée ; le troisième pointement de protoxylème est presque médian.

Feuilles dimorphes sur les rameaux, dures, coriaces, ovales, oblongues, falciformes, cuspidées, dentées ; bord supérieur avec une oreille découpée basilaire ; même disposition moins marquée au bord inférieur ; nombreux stomates localisés sous la nervure de la face inférieure ; même disposition des stomates à la face supérieure.

Feuilles intermédiaires oblongues, cuspidées, dentées, ciliées à la base.

Le mésophylle est rameux.

21. *S. pilifera* A. Br. Ecorce épaisse de cinq ou six assises de cellules ; stèle peu développée.

Feuilles latérales légèrement falciformes, longuement acuminées, dentées, cordées à la base avec nombreux cils.

Feuilles intermédiaires de même forme, mais plus étroites et plus petites.

Les stomates, sur les feuilles latérales, sont localisés sous la nervure de la face inférieure ; les cellules épidermiques de cette face sont rectangulaires, allongées ; sur la face supérieure, les cellules épidermiques sont rectangulaires, plissées, courtes ; les stomates se trouvent vers le bord inférieur.

Sur les feuilles intermédiaires, les stomates de la face inférieure sont localisés sous la nervure ; les cellules épidermiques qui les entourent sont rectangulaires, courtes ; les autres sont allongées ; sur la face interne, l'épiderme est plissé et les stomates sont localisés sur le bord inférieur.

Le mésophylle est rameux avec larges méats.

B. ARTICULATÆ

Les espèces de ce groupe méritent d'être étudiées avec quelques détails ; elles présentent en effet, soit dans la structure de la tige, soit dans la structure de la feuille, des caractères remarquables.

22. *S. Kraussiana* Knze (fig. 2-9, pl. XII). Cette espèce est très commune dans les serres.

La tige est tétragone ; deux côtés sont convexes ; les latéraux présentent un sillon (fig. 2) ; l'écorce a une épaisseur moyenne ; il y a de trois à cinq assises de cellules polyédriques ; l'épiderme est régulier ; les trabécules endodermiques sont simples, en forme de longs poils, étranglés dans leur milieu, avec épaisissement annulaire médian.

A la base des rameaux, il y a une stèle avec deux pointements de protoxylème ; plus haut, cette stèle se divise en deux cordons libéro-ligneux d'abord renfermés dans une lacune commune, puis,

plus haut, séparés par une épaisseur plus ou moins grande de tissu conjonctif. La course de ces cordons, leur formation et leurs rapports seront facilement compris en consultant les fig. 3 et 5. Chacun de ces cordons ligneux a la structure suivante : le bois a la forme d'un coin ; le protoxylème se trouve à la pointe ; il communique avec les faisceaux foliaires ; il est entouré par du protophloëme ; le liber entoure complètement le bois ; son épaisseur est réduite ; l'assise externe ou périphragme est assez nette (fig. 4).

On voit que ce cordon libéro-ligneux a la structure générale rencontrée jusqu'ici dans les porte-racines ; il faut noter toutefois cette différence due à la présence des feuilles ; le protophloëme est au contact du protoxylème dans le cordon libéro-ligneux de la tige ; le protoxylème est au contact du conjonctif dans le porte-racines ; nous verrons que ce fait n'est pas isolé et qu'il a une très grande importance.

En consultant la course des faisceaux dans l'axe, on voit que, à chaque dichotomie, le plus gros rameau conserve ses deux cordons séparés ; dans le plus faible, il y a d'abord une stèle qui se sépare plus haut en ses deux faisceaux constituants ; c'est donc bien, même en ce qui concerne la disposition du système libéro-ligneux, une fausse dichotomie.

Il est facile de se procurer des germinations de cette espèce ; nous allons donc pouvoir examiner par quelles transitions on arrive à la structure adulte.

La tige, examinée entre la spore et les deux premières feuilles, ne présente rien de particulier en ce qui concerne l'épiderme et l'écorce. Il n'en est pas de même du cylindre central : le protoxylème occupe le centre et est entouré plus ou moins régulièrement par du métaxylème ; le liber entoure le tout (fig. 7).

A la première dichotomie, nous rencontrons un porte-racine. Quoique M. Braun ait signalé depuis longtemps la structure de cet organe dans le *S. Kraussiana*, il est remarquable de voir qu'on ne s'occupe guère généralement de l'anomalie qu'elle présente ; le protoxylème est central ; il est entouré par du métaxylème ; plus extérieurement se trouvent plusieurs assises de liber et un endo-

derme mal caractérisé; l'écorce est large (fig. 8). Cette structure rappelle étroitement celle que nous avons trouvée entre la spore et les deux premières feuilles dans la tige; que deviennent alors les définitions ordinaires que l'on donne de la tige et de la racine?

Dans la tige, au-dessus de la première ramification, se montre bientôt une stèle normale qui reste indivise dans les premiers rameaux; les faisceaux y montrent déjà cependant leurs rapports normaux (fig. 6).

Les feuilles sont dimorphes; les feuilles latérales, presque perpendiculaires à l'axe, sont oblongues, acuminées, dentées, arrondies à la base; les deux épidermes sont semblables et constitués par des cellules rectangulaires; les stomates sont disposés à la face inférieure du limbe sous la nervure. Feuilles intermédiaires ovales, acuminées, dentées; bord inférieur arrondi en oreille; stomates à la face inférieure sous la nervure.

Le mésophylle est formé de deux couches; l'une est composée d'une seule assise de cellules coniques, à gros chromatophore, s'insérant par leur base avec les cellules de l'épiderme et par leur pointe avec les cellules rameuses de la seconde couche (fig. 9); cette seconde couche peut avoir plusieurs assises vers le milieu du limbe et disparaître vers les bords; sur les feuilles latérales, l'assise à gros chromatophores, ou assise palissadique, se trouve *sous l'épiderme supérieur*; sur les feuilles intermédiaires, elle se trouve *sous l'épiderme inférieur.*

23. *S. ciliauricula* Spr. (fig. 10-11, pl. XII). Grande et belle espèce réunie par Braun à *S. miniodi.* La tige est plus développée, plus robuste que celle de *S. Kraussiana*; l'écorce est plus épaisse et lignifiée dans sa partie externe; le métaxylème des deux cordons libéro-ligneux est abondant.

Ces deux cordons sont largement espacés l'un de l'autre, ce qui entraîne, aux dichotomies, une disposition un peu différente de celle que nous avons signalée dans l'espèce précédente (fig. 10).

Les feuilles latérales sont grandes, lancéolées, entières à leur extrémité, ciliées à leur base, plus abondamment à leur bord su-

périeur; cils constitués par des poils de trois à huit cellules étroites en file.

Les feuilles intermédiaires sont falciformes, dentées, ciliées, avec deux longues oreilles; celle du bord inférieur ou externe étant la plus large.

La structure du mésophylle et la disposition des deux épidermes est analogue à celle de S. *Kraussiana*; toutefois les cellules de l'assise palissadique sont plus étroites et plus nombreuses.

Le faisceau de la nervure est assez large (fig. 11), avec une assise externe à cellules plus grandes qui représente peut-être l'endoderme.

Les stomates sont groupés à la face inférieure de la feuille, sous la nervure et vers les bords du limbe.

24. *S. Galeottii* Spr. (fig. 12, pl. XII). La structure de la tige et des rameaux est celle de *S. ciliauricula;* section (fig. 12).

Les feuilles latérales sont ovales, oblongues, dentées, avec quelques rares cils sur le bord antérieur, auriculé à la base du limbe, plus rarement sur l'autre bord.

Les feuilles intermédiaires sont deux fois plus petites, ovales, dentées; sagittées avec oreille extérieure plus large, obtuse et oreille intérieure plus courte et aiguë.

Structure avec la disposition déjà décrite chez les deux espèces précédentes.

25. *S. sulcata* Spr. (fig. 13, pl. XII). Section de la tige tétragone avec sillon latéral peu prononcé ou nul; deux cordons libéroligneux, séparés par du tissu conjonctif; la course de ces faisceaux dans l'axe est analogue à celle qui a été figurée pour *S. ciliauricula*; endoderme constitué par des poils simples avec épaisissement annulaire médian.

Feuilles latérales, larges, falciformes, aiguës, dentées à leur bord supérieur et vers l'extrémité du bord inférieur, auriculées; auricule du bord interne très allongée, ciliée.

Feuilles intermédiaires ovales, longuement aristées, falciformes, dentées, ciliées vers la base et auriculées, auricule externe large

et longue et unie avec l'interne en une membrane qui descend bien au-dessous de l'insertion du limbe.

La structure de ces feuilles appartient au type général décrit pour ce groupe, avec une assez grande épaisseur de mésophylle rameux; les stomates sont, dans les feuilles latérales, placés sous la nervure et aussi dissiminés sur toute la surface inférieure du limbe: dans les feuilles intermédiaires, ils se trouvent sous la nervure, et quelques-uns sont placés vers les bords du limbe et sur l'auricule externe toujours à la face inférieure.

Le faisceau de la nervure devient nettement bilatéral par localisation d'un groupe de cellules libériennes très petites au-dessous du bois et du côté opposé à la face palissadique (fig. 13) ; sur les feuilles intermédiaires, le faisceau est très réduit et il se trouve au contact direct de l'épiderme supérieur.

Nous décrirons ici séparément deux espèces dont la seconde rangée par Braun dans la section *Caulescentes* : *S. Parscheri*, *S. Lyallii*; la première a une structure de la feuille identique à celle des Sélaginelles articulées et la seconde se rapproche également de ces dernières par plusieurs caractères anatomiques.

26. *S. Parscheri* Spr. La tige a une écorce épaisse à membranes lignifiées ; la stèle est unique en bande diamétrale.

Les feuilles latérales sont longues, falciformes, dentées seulement vers la base, légèrement auriculées; les stomates se trouvent sous la nervure à la face inférieure.

Les feuilles intermédiaires sont trois ou quatre fois plus petites, étroites, longuement aristées, dentées ; auricule externe assez grande.

La structure de ces feuilles est celle que l'on trouve dans les Sélaginelles articulées.

27. *S. Lyallii* Spr. (Fig. 14-20, pl. XII). Cette grande et belle espèce est fréquemment citée dans les Traités généraux à cause du grand nombre de cordons libéro-ligneux que l'on trouve dans la tige; mais les rapports de ces cordons avec les feuilles n'ont pas été établis; il est cependant très important de les connaître.

Nous commencerons par l'étude des rameaux terminaux où la complication est moindre.

Une section de ces rameaux est presque carrée (fig. 14) ; les feuilles sont opposées ; une feuille intermédiaire et une feuille latérale (1) s'insérant sur la tige à un niveau sensiblement égal ; l'écorce est composée de sept ou huit assises de cellules polyédriques ; il y a deux cordons ligneux ; ils ont la structure d'une stèle ordinaire avec un pointement de protoxylème à chacune des extrémités ; ils sont séparés par deux ou trois assises de tissu conjonctif, et entourés par une lacune avec cellules endodermiques : ils donnent insertion aux faisceaux foliaires, un peu obliquement comme dans toutes les espèces (fig. 14) ; c'est la disposition que nous avons observée à un certain niveau dans *S. uliginosa*.

Prenons un rameau inférieur un peu plus gros : la section est encore presque carrée ; mais par suite de la décurrence des rachis des phytons, il existe quatre sillons bien marqués séparant les quatre séries de feuilles (fig. 15) ; de plus, les deux faisceaux de chaque cordon se sont isolés ; il en résulte quatre faisceaux qui s'éloignent du centre et se trouvent correspondre chacun à un rachis (fig. 15) ; ils ont une structure identique à celle des cordons foliaires de *S. Kraussiana* ou de *S. uliginosa* (base), sauf leur taille qui reste plus petite ; au centre du rameau, se trouve un petit ilot libéro-ligneux sans relation avec les faisceaux foliaires.

La course des faisceaux dans ces rameaux et leurs relations avec les feuilles est indiquée fig. 16 ; on observe à ce niveau, quatre cordons foliaires longitudinaux, sur lesquels s'insèrent les faisceaux foliaires ; parfois sur le côté d'un cordon libéro-ligneux foliaire, il se forme une protubérance qui, s'isolant peu à peu, fournit un cordon libéro-ligneux ; ce dernier ne se met pas en relation avec les faisceaux foliaires, il est anastomotique ; après un trajet plus ou moins long, il se réunit au cordon foliaire qui lui a donné naissance (fig. 16 et 17).

(1) Sur les dernières ramifications, il n'y a que deux faisceaux disposés comme dans les Sélaginelles articulées.

En examinant des rameaux beaucoup plus gros, on voit que le nombre des cordons ligneux augmente : il peut être de sept ou huit ; grâce à la présence des quatre côtes des rachis, il nous est possible de distinguer dans ces cordons : 1° quatre cordons foliaires se comportant comme il a été dit précédemment et un nombre variable de *cordons anastomotiques*, nés comme il vient d'être dit, et placés dans l'intervalle des cordons foliaires ; il y a également un îlot médian qui reste isolé (fig. 18-19).

Ce n'est pas sans difficulté que nous avons pu dégager ces relations si simples et si nettes des apparences d'exception et d'irrégularité qui frappent tout d'abord à l'examen d'une section de la tige de cette plante.

Voyons maintenant comment ce système libéro-ligneux se comporte aux ramifications.

Si la branche ne contient que deux cordons libéro-ligneux, ces derniers sont réunis à la base et se détachent d'un cordon foliaire de la tige ; cela se passe donc comme dans *S. Kraussiana* ; si la branche en contient quatre, ils peuvent prendre naissance deux par deux sur un cordon foliaire différent, à la manière précédente ; ou deux de ces derniers sur un cordon foliaire différent. On peut dire d'une façon générale que les quatre faisceaux d'une branche peuvent s'insérer, soit sur le même cordon foliaire, soit sur deux cordons différents, et dans ce dernier cas, deux par deux, ou trois sur l'un, à des niveaux différents, et le quatrième sur le second cordon (fig. 16 et 17).

A la partie inférieure des tiges, le nombre des cordons anastomotiques augmente, mais la disposition générale est la même (fig. 20) ; à ce niveau, l'écorce épaissit fortement ses membranes vers l'extérieur, ce qui forme un anneau épais de stéréome vers la surface de la tige.

Il nous reste à étudier la feuille : les feuilles latérales sont ovales, aiguës, à bords entiers, décurrentes très longuement ; il en résulte sur la tige une crête dont la plus prononcée correspond au bord externe.

Feuilles intermédiaires linéaires, lancéolées, aristées, décurrentes.

Les stomates se trouvent localisés sous la nervure à la face inférieure des feuilles.

La structure du mésophylle, la disposition des cellules épidermiques appartiennent au type décrit chez les Sélaginelles articulées; toutefois le mésophylle rameux est plus épais et la couche palissadique peut être formée de deux assises de cellules.

Le limbe paraît trinervié, surtout dans les feuilles latérales; cela tient à la structure particulière du faisceau de la nervure; ce dernier présente, en effet, trois îlots de trachées, l'un médian et les deux autres latéraux; chacun d'eux comprend de quatre à sept vaisseaux; l'intervalle est rempli par du liber qui s'étend en dessus et en dessous (fig. 21).

B. Platystachyæ

28. *S. stenophylla* Br. (fig. 22, pl. XII). La tige est tétragone; l'écorce est formée de trois assises de cellules polyédriques sur les bords, et de cinq ou six vers les angles; stèle peu développée; course des faisceaux analogue à celle de *S. Martensii*, avec métaxylème peu abondant.

Les feuilles sont longues, lancéolées, régulières ou légèrement falciformes; dentées sur leurs deux bords, acuminées; nervure s'élargissant vers le sommet.

Feuilles intermédiaires deux fois plus petites, longuement aristées; bord inférieur du limbe arrondi en oreille.

Sur les feuilles latérales, l'épiderme supérieur est formé par des cellules hexagonales, sans stomates; l'épiderme inférieur est composé de cellules rectangulaires, allongées; les stomates sont localisés sous la nervure.

La disposition inverse existe sur les feuilles intermédiaires.

Le limbe des feuilles est parcouru par des stries hyalines; elles sont dues à la présence de longues cellules fibreuses, plus abon-

dantes sur la face inférieure; ce sont des modifications des cellules épidermiques; elles existent aussi sur les feuilles intermédiaires.

Le mésophylle est rameux.

Le faisceau de la nervure présente une particularité remarquable : les cellules du liber épaississent leurs membranes et sont transformées en fibres (fig. 22).

DEUXIÈME PARTIE

I

Anatomie générale des Selaginella

Les nombreux renseignements que nous avons réunis dans la première partie, pour chaque espèce étudiée, vont nous permettre de dégager facilement ici les faits généraux; nous allons successivement passer en revue la *tige*, la *feuille*, les *porte-racines* et *racines*.

LA TIGE

Dans la tige, il y a lieu de considérer l'épiderme, le tissu conjonctif et le système libéro-ligneux.

L'épiderme ne présente chez les Sélaginelles rien de bien particulier; presque toujours, sa paroi externe s'épaissit fortement, se cutinise, montre des stries concentriques; parfois l'épaississement porte sur toutes les parois et à un tel degré que la lumière de la cellule se trouve bouchée (*S. rupestris*, *uliginosa*, etc.)

Le *tissu conjonctif* a une épaisseur très variable selon les espèces et aussi selon le niveau où on l'étudie; il comprend, outre les trabécules endodermiques, deux ou trois assises de grandes cellules polyédriques, dans les germinations (*S. Martensii γ compacta*, *S. Kraussiana*, etc.), dans la plante adulte (*S. apus*, *S. pumila*, etc.); il devient très large dans certaines espèces (*S. caulescens*, *S. flabellata*, *S. uncinata*, *S. inæqualifolia*, *S. lævigata*, etc.) ; on dis-

tingue alors une partie externe à cellules plus petites, dont les membranes se lignifient; c'est un tissu de soutien. Parfois le fait est si prononcé qu'il y a un véritable anneau extérieur de stéréome (*S. Lyallii*, *S. rupestris*, etc.). Nous avons vu qu'un coussinet chlorophyllien de même nature que le mésophylle du limbe pouvait précéder (*S. uliginosa*) ou suivre *S. rupestris*) le départ de la feuille; l'assise cellulaire tapissant la lacune diffère souvent des autres.

L'endoderme est simple ou composé; lorsqu'il est simple, il est constitué par des cellules cylindriques, atteignant souvent une grande longueur; elles réunissent, à travers la lacune, l'écorce à la stèle ou au faisceau; ces sortes de poils possèdent, d'une façon constante en leur milieu, un épaississement annulaire *interne*; fréquemment, la cellule est étranglée en ce point et se termine du côté de l'écorce par un évasement conique; M. Vladescu a fait remarquer que ces poils endodermiques s'articulent entre deux cellules, à leurs deux extrémités. Généralement, l'endoderme se divise, selon le mode indiqué par M. Vladescu; il se produit d'abord une cloison tangentielle; des deux cellules formées, l'interne parfois très courte restera indivise par la suite; la seconde cellule prend soit une série de cloisons tangentielles, soit une série de cloisons radiales et tangentielles; il en résulte des files de cellules souvent très grosses, qui se replient dans la lacune et la remplissent (*S. apus*, *S. caulescens*, *S. flabellata*, etc.); dans ce cas, c'est l'assise interne qui doit conserver le nom d'endoderme. On sait que, dans un assez grand nombre de plantes, les assises internes de l'écorce, extérieures à l'endoderme, peuvent présenter des cadres subérifiés; la présence d'un épaisissement annulaire n'indique donc pas nécessairement l'endoderme; mais une autre raison peut être invoquée: les divisions qui se produisent dans cette assise, quoique plus complètes, rappellent celles que M. Van Tieghem a signalées dans plusieurs familles de Cryptogames vasculaires (1).

(1) Van Tieghem. Sur la limite du cylindre central et de l'écorce dans les Cryptogames vasculaires (*Journal de Botanique*, 1er novembre 1888).

Le *système libéro-ligneux* de la tige se présente sous des aspects variés ; pour le comprendre facilement, il va nous suffire cependant d'étudier le faisceau caulinaire dans sa structure et ses rapports avec les feuilles ; nous verrons ensuite le mode d'agencement que peuvent prendre de tels faisceaux.

Faisceau caulinaire. — Ce faisceau a la forme d'un coin dont la pointe est tournée vers l'extérieur ; le tissu procambial se différencie en deux temps avec transition ménagée. Dans le premier temps, il se forme à la pointe, du côté externe, un îlot de cellules libériennes et, du côté interne, un îlot ligneux, composé de trachées très fines et de vaisseaux annelés plus grands. Pour plus de commodité, on peut désigner le premier sous le nom de *protophloëme* et le second sous le nom de *protoxylème*. La différenciation simultanée de ces deux îlots, l'un ligneux et l'autre libérien, s'explique par ce fait qu'ils communiquent directement avec le faisceau de la feuille ; on voit (fig. 13, pl. XI) que, dans le point de végétation, cette différenciation se produit constamment de bas en haut et se propage, d'un côté, dans le limbe de la feuille et, de l'autre, dans le faisceau caulinaire qui se continuera dans la feuille supérieure.

Dans le second temps, il se produit des vaisseaux plus larges, scalariformes ; c'est le *métaxylème* qui est centripète, c'est-à-dire se différencie de l'extérieur vers le centre de la tige ; il est entouré par du *métaphloëme* qui présente le même mode de différenciation (fig. 4, pl. XII) ; ce dernier généralement comprend deux couches, l'une, au contact du bois, formée de cellules très petites, allongées suivant l'axe, ce sont les cellules annexes (parenchyme fasciculaire de M. Vladescu) ; l'autre, plus extérieure, est composée de cellules plus larges, grillagées (fig. 24 a, pl. XII).

La couche extérieure de cellules qui, dans ce faisceau, tapisse la lacune, serait, d'après M. Vladescu, le péricycle ou son analogue, et aurait même origine que l'endoderme. Il nous paraît difficile de séparer cette assise du liber avec lequel elle se confond parfois, et, en attendant, le travail définitif de M. Vladescu, nous la rattacherons au liber sous le nom de périphragme ; nous pen-

sons, en effet, qu'elle appartient au faisceau comme chez les Phanérogames (1).

Etudions maintenant le mode d'agencement des faisceaux dans la tige et leurs relations; pour les distinguer de leurs ramifications dans la feuille ou faisceaux foliaires, nous les désignerons dans ce qui va suivre sous le nom de cordons foliaires.

D'après l'ensemble de nos recherches, nous croyons pouvoir esquisser la structure de l'individu-type, dégagé des modifications spécifiques qu'il a dû subir, soit du fait de l'orientation de la tige, soit sous l'influence d'autres conditions que nous ignorons.

Cet individu comprend quatre séries équidistantes de phytons réunis par leurs rachis; ces phytons sont de même valeur et disposés en verticilles successifs alternes de deux; on trouve dans chaque phyton un seul faisceau qui le parcourt de la base du rachis au sommet du limbe; c'est dans ce sens que se fait la différenciation libéro-ligneuse. La tige, formée par la réunion des rachis, présente quatre côtes qui correspondent aux quatre séries de phytons, et quatre cordons libéro-ligneux longitudinaux qui résultent de la mise en rapport des faisceaux phytonnaires dans chaque série.

Nous allons entrevoir cet individu-type dans toutes les dispositions réelles qui vont être maintenant étudiées; sa structure se trouve même réalisée d'une manière très approchée dans *S. uliginosa*, à la base de la tige (fig. 8, pl. X), et dans *S. Lyallii* (fig. 15-16, pl. XII).

1er cas. La tige possède quatre cordons foliaires isolés ou séparés

Ces cordons foliaires ont la structure décrite plus haut pour le faisceau caulinaire; ils sont isolés à la partie inférieure de la tige et donnent insertion aux faisceaux de quatre séries de feuilles opposées (*S. uliginosa*, fig. 7-8, pl. X); plus souvent, ces quatre cordons se réunissent par leur métaxylème au centre de la tige;

(1) P. A. Dangeard. Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine chez les Dicotylédones (*Le Botaniste*, 3e fascicule, 1re série).

ils constituent alors une masse ligneuse à quatre pointements de protoxylème, entourée de liber; leurs relations avec les feuilles peuvent ne pas changer (*S. uliginosa*, rameaux); la masse ligneuse ou stèle est parfois arrondie, et le cycle foliaire variable (*S. spinulosa* fig. 1, pl. X); plus fréquemment, elle est rectangulaire (*S. uliginosa*, *S rupestris*, fig. 3, pl. X). Il est bon de remarquer, dans cette dernière espèce, l'extension du protoxylème sur la longueur entière des petits côtés du rectangle; c'est là que viennent aboutir de nombreux faisceaux foliaires.

Cas secondaire. *Il existe des faisceaux anastomotiques.* On trouve ce cas réalisé dans *S. Lyallii*; outre les quatre cordons foliaires, il en existe d'autres que l'on peut appeler cordons anastomotiques, sans relation directe avec les feuilles; ils s'isolent peu à peu des premiers, se placent entre eux dans les rameaux et se dispersent sans ordre dans les tiges (fig. 17-19, pl. XII).

Les quatre cordons foliaires réalisent presque complétement la disposition signalée pour l'individu-type (fig. 16, pl. XII), mais les phytons sont dimorphes sur les rameaux; chaque verticille comprend une feuille latérale et une feuille intermédiaire; vers le bas, les feuilles deviennent semblables, leur position devient alors irrégulière.

Les cordons foliaires se réunissent deux par deux dans les petites ramifications formant ainsi deux stèles (fig. 14, pl. XII).

2e cas. La tige possède deux cordons foliaires

A. Ils sont réunis par leur métaxylème en une stèle médiane. — C'est le cas de beaucoup le plus fréquent; pour le comprendre, il suffit de supposer que les deux cordons qui se trouvent à chaque petit côté du rectangle dans *S. uliginosa* (1er cas), se rapprochent et se confondent tout en gardant leurs mêmes relations avec les feuilles (fig. 2-4-6, pl. XI).

On a ainsi une stèle formée de deux cordons foliaires réunis par leur métaxylème; le faisceau d'une feuille latérale et celui

d'une feuille intermédiaire, viennent s'insérer de côté différent sur le protoxylème qui occupe les extrémités de la stèle (1).

En résumé, il est facile de comprendre cette disposition, en supposant, avec la présence de feuilles opposées, l'union des quatre cordons foliaires deux par deux; en réalité, chaque verticille comprend une feuille latérale et une feuille intermédiaire (*S. apus*, *S. Martensii*, *S. atro-viridis*, *S. stenophylla*, etc.).

Parfois, la stèle possède un troisième pointement de protoxylème (fig. 5, pl. XI); il est dû à un cordon anastomotique qui s'isole de l'un des cordons foliaires avant les nœuds, et devient plus haut cordon foliaire à son tour; on peut même trouver un second cordon anastomotique à la stèle; leur course et leurs relations ont été établies pour plusieurs espèces (fig. 3-4-6, pl. XI).

B. Les deux cordons foliaires restent isolés. — Cette disposition est caractéristique des Sélaginelles articulées. Dans les germinations (fig. 6, pl. XII), et à la base des rameaux (fig. 3, pl. XII), les deux cordons foliaires sont réunis en une stèle médiane comme dans A ; mais, entre les nœuds, dans les branches portant les ramifications, les deux cordons s'isolent; ils restent séparés par une épaisseur plus ou moins grande de tissu conjonctif; leur structure est celle du faisceau caulinaire et leurs rapports avec les faisceaux des feuilles ne changent pas (*S. Kraussiana*, *S. Galeottii*, *S. sulcata*, etc.). La course de ces cordons dans l'axe, leur structure sont indiqués (fig. 2-13, pl. XII).

Cas secondaire. *La tige possède trois bandes libéro-ligneuses parallèles.* — On doit distinguer : 1° une stèle centrale ayant même structure et mêmes rapports que dans A ; 2° deux bandes libéro-ligneuses latérales; ces dernières s'isolent à la base des ramifications de la stèle médiane (*S. inæqualifolia*, *S. lævigata*); ce sont des cordons anastomotiques qui peuvent se fragmenter de diverses manières (*S. lævigata*); on trouve soit un, soit plusieurs pointe-

(1) Il convient de noter que le pointement de protoxylème des cordons ligneux ne se trouve jamais dans l'axe vertical de la feuille; le faisceau de la feuille décrit donc une courbure dans l'écorce de la tige et son insertion sur le cordon foliaire est plus ou moins oblique; cette remarque s'applique à tous les cas.

ments de protoxylème : ce n'est que par exception qu'ils donnent insertion à des faisceaux foliaires. On saisira facilement ces dispositions en consultant les fig. 8-9, 11-12, 17, pl. XI. La structure n'a pas atteint cette complication dans *S. uncinata* (fig. 15-16, 19, pl. X).

LA FEUILLE

Dans la structure des feuilles, on peut distinguer deux types :

1° LES DEUX ÉPIDERMES SONT SEMBLABLES. *A. Le mésophylle est homogène.* Cette structure se rencontre chez les espèces de la section I. *Homotropeæ.* Les cellules épidermiques sont rectangulaires, allongées suivant l'axe de la feuille (fig. 2, pl. X) ; le mésophylle, d'épaisseur variable, est composé (fig. 9, pl. X) de cellules étroites, longues, rameuses, avec méats nombreux (*S. spinulosa*, *S. rupestris*, *S. uliginosa*, *S. pumila*).

B. Le mésophylle est hétérogène. Les deux épidermes sont encore formés par des cellules rectangulaires, allongées ; mais le mésophylle comprend deux couches distinctes ; l'une, composée d'une assise de cellules coniques perpendiculaires à l'épiderme, représente la couche en palissade ; la seconde, d'épaisseur variable, est un mésophylle rameux semblable à celui de A (fig. 9, 11, 13, 21, pl. XII).

Sur les feuilles latérales, l'assise palissadique se trouve sous l'épiderme supérieur ; elle confine à l'épiderme inférieur dans les feuilles intermédiaires (*S. Parsheri*, *S. Lyallii*, *S. Kraussiana*, *S. sulcata*, *S. Galeottii*, etc.).

2° LES DEUX ÉPIDERMES SONT DISSEMBLABLES. *Le mésophylle est rameux et homogène.*

L'un des épidermes est formé par des cellules qui ont la forme de toupies (fig. 18, pl. X) ; leur base dessine à la surface externe un réseau à mailles carrées ou hexagonales (fig. 17, pl. X) ; leur pointe s'articule avec les cellules rameuses du mésophylle ; ces cellules contiennent un gros chromatophore vert ; le second épi-

derme présente des cellules rectangulaires à parois droites ou plissées.

Sur les feuilles latérales, la couche à chromatophores occupe la face supérieure ; elle se trouve à la face inférieure dans les feuilles intermédiaires *(S. apus, S. Martensii, S. uncinata, S. atroviridis, S. monospora* etc.*)*; c'est le cas le plus fréquent.

Il arrive que le mésophylle rameux disparaît : les deux épidermes se trouvent au contact *(*fig. 13, pl. X).

Quelques espèces établissent les transitions (*S. caulescens, S. flabellata);* dans cette dernière espèce même, sur les feuilles des stolons, les deux épidermes sont semblables; sur les rameaux on retrouve dans les feuilles le type 2.

Disposition des stomates. D'une façon générale, les stomates ne se trouvent qu'à la face inférieure, soit des feuilles latérales, soit des feuilles intermédiaires ; ils sont fréquemment localisés sous la nervure (*S. uliginosa, S. Martensii*, *S. increscentifolia*, etc.); et par exception, à cette même place, dans un sillon (*S. rupestris*); ils sont parfois dispersés, en outre, sur toute ou partie de la surface du limbe (*S. sulcata*, *S. ciliauricula*, *S. spinulosa*).

Les espèces de la section *E. Rosulatæ* présentent une exception remarquable : on rencontre des stomates sur les deux faces de la feuille ; ils peuvent être localisés sous la nervure (*S. convoluta)*; dispersés à la face inférieure, localisés au bord inférieur du limbe sur l'autre face *(S. cuspidata* v^té^ *elongata) ;* localisés sous la nervure de la face inférieure, au bord inférieur du limbe sur l'autre face *(S. pilifera) ;* dans ces deux dernières espèces, la disposition des stomates est inverse sur les feuilles intermédiaires.

Il est difficile d'établir l'influence que peut avoir la lumière directe sur la distribution des stomates. On sait que l'avis des auteurs est partagé : des observations de MM. Levakofski (1),

(1) Levakofski. Influence de la lumière sur le nombre des stomates ; résumé dans le Bot. Jahresbericht, 1882.

Mer (1), Dufour (2), il semblerait que la lumière directe a pour résultat d'augmenter le nombre des stomates ; M. Weiss nie son influence (3). Il faut bien reconnaître que l'étude de la distribution des stomates chez les Sélaginelles paraît confirmer les vues de M. Weiss, au moins pour ce cas particulier; la face directement éclairée ne porte pas de stomates dans les feuilles latérales; elle seule, au contraire, en possède dans les feuilles intermédiaires.

En général, les rapports des stomates avec la couche épidermique à chromatophores ou l'assise palissadique sont inverses, selon que les feuilles sont latérales ou intermédiaires; la structure de la feuille ou plutôt la nature de ses éléments semble donc encore sans influence sur la distribution des stomates.

Nous espérons pouvoir revenir plus tard sur cette question de la distribution des stomates : elle est probablement assez complexe.

Les cellules épidermiques, ordinairement celles de la face inférieure, peuvent devenir fibreuses et former soit des bandes marginales, soit deux bandes longitudinales placées de chaque côté de la nervure (*S. atro-viridis*) ou un plus grand nombre (*S. increscentifolia*) ; d'autre fois, elles sont isolées et dispersées sur tout le limbe (*S. hæmatodes, S. viticulosa*, etc.) ; elles existent sur les deux faces, mais plus abondantes à la face inférieure (*S. stenophylla*).

Poils. — On trouve sur le bord de beaucoup de feuilles, en allant du sommet vers la base, tous les passages entre une simple dent et un long poil ; ces poils sont rarement pluricellulaires (*S. ciliauricula, S. Galeottii*); une seule espèce (*S. increscentifolia*) nous a montré de nombreux poils sur la surface du limbe.

Faisceau foliaire. — La feuille est parcourue par une nervure

(1) Mer. Recherches sur la structure des feuilles (Bull. Soc. Bot. de France, t. XXX, 1883.

(2) L. Dufour. Influence de la lumière sur les feuilles (Ann. sc. nat., 7e série, Bot., t. V.)

(3) Weiss. Unters. über die Grossen und Zahlenverhältnissen der Spaltoff. Pringsh. Jahr., t. IV, p. 125.)

unique partageant le limbe en deux moitiés souvent inégales : le faisceau de cette nervure ne possède jamais de métaxylème comme celui de la tige : il n'en présente pas moins quelques particularités remarquables. Généralement, il comprend un petit îlot de trachées entouré par des cellules libériennes ; il est alors assez régulièrement concentrique : le liber peut se localiser à la face inférieure (*S. sulcata*, fig. 13, pl. XII). Quoique moins prononcée, cette prédominance du liber à la face inférieure existe chez beaucoup d'espèces ; ce liber subit une modification remarquable dans *S. stenophylla ;* il se transforme en fibres libériennes (fig. 22, pl. XII). Enfin, dans la feuille de *S. Lyallii*, la nervure semble s'être divisée en trois ; cela tient à ce que le faisceau possède trois îlots de protoxylème, un médian et deux latéraux ; le liber se trouve entre eux (fig. 21, pl. XII). Autour de tous ces faisceaux, on trouve bien une assise de cellules plus grandes ; cette assise est simple en haut et en bas et souvent composée de plusieurs couches sur les côtés ; elle représente peut-être l'endoderme, mais certainement un endoderme mal différencié.

PORTE-RACINES ET RACINES

La structure de ces organes n'a rien de compliqué ; leur section est sphérique ; ils contiennent un faisceau central qui ressemble beaucoup au faisceau caulinaire ; le bois a la forme d'un coin ; le protoxylème en occupe la pointe ; le liber entoure le bois, excepté en face du protoxylème ; il est souvent divisible en deux couches, l'une interne, formée par les petites cellules annexes ; l'autre externe, montrant des cellules grillagées ; l'endoderme est assez mal différencié ; lorsqu'il existe une lacune comme dans la tige, on est conduit à considérer la cellule interne des trabécules, s'ils sont cloisonnés, comme l'endoderme (*S. lævigata*, etc.).

On sait que ces organes s'insèrent aux ramifications de la tige et se dirigent dans un plan perpendiculaire au plan de ramifica-

tion de la plante ; fréquemment, ils se dichotomisent (1). Alors le faisceau qui a sa pointe tournée vers l'extérieur, se sépare en deux, suivant un plan vertical médian, perpendiculaire au plan de ramification de la tige (fig. 15, pl. XI); la trace de la division du faisceau, et même l'isolement complet des deux faisceaux produits se montrent longtemps avant la séparation des deux branches.

On sait que ces organes ne possèdent point de coiffe tant qu'ils n'ont pas touché le sol : lorsqu'ils pénètrent en terre, les cellules de l'assise externe de l'écorce s'allongent en longs poils absorbants ; en même temps, il se produit une coiffe à l'extrémité des ramifications (2); on peut aussi remarquer quelques changements dans l'écorce : celle du porte-racines est homogène, épaisse, avec des cellules polyédriques, à parois souvent lignifiées ; dans la racine, on distingue souvent une couche externe de deux ou trois assises de cellules assez grandes à parois minces ; le reste de l'écorce présente des cellules plus petites vers l'extérieur, lignifiées, affectant les allures du stéréome, plus grandes vers le centre. Le faisceau n'a pas changé, mais le métaxylème peut rester à l'état procambial ; le liber ne se compose guère que de cellules de faible diamètre occupant tout l'espace compris entre le bois et l'endoderme (*S. flabellata*, etc.).

D'après M. Van Tieghem : « considéré au-dessus d'une branche à l'intérieur de l'écorce de la tige, le cylindre central de la racine (porte-racines) est binaire, et ses deux faisceaux ligneux confluent en une bande diamétrale. Chaque branche de la dichotomie interne prend un de ces faisceaux ligneux, avec deux moitiés de faisceaux libériens qui se rejoignent à l'opposite en un faisceau unique (3). » D'un autre côté, M. Braun considère les porte-racines comme étant de nature caulinaire (4).

(1) On ignore si cette ramification est une véritable dichotomie. Voir : Van Tieghem. Traité de botanique, 2e édition, p. 712.

(2) Voir : Treub. Loc. cit.

(3) Van Tieghem. Loc. cit., 1re édition, p. 1301.

(4) Braun. Beitrage zur Wiss., loc. cit., p. 124-131.

Nous avons une autre explication à proposer; le faisceau du porte-racines et par là même celui de la racine, ressemble beaucoup au faisceau caulinaire ; il n'en diffère même que par l'absence de *protophloëme* au contact du protoxylème ; or, cette différence tient uniquement à l'absence de la feuille. D'un autre côté, nous avons vu que l'individu-type dans le genre *Selaginella* serait composé de quatre séries longitudinales de phytons; la ramification par suite, devrait se faire dans deux plans perpendiculaires ; en réalité, les branches ordinaires ne se ramifient que dans un seul plan; les porte-racines qui se ramifient dans le second plan, semblent donc remplacer des branches ordinaires. La modification subie n'est pas plus grande que celle qui a porté sur la troisième feuille des *Salvinia*; les porte-racines et les racines seraient donc des organes de transition. L'exception offerte par le porte-racines de *S. Kraussiana*, qui a son protoxylème central (fig. 8, pl. XII), n'a pas lieu de nous surprendre, puisque cette structure existe à la base de la tige dans les germinations; on ne pourrait en dire autant avec les définitions ordinaires des racines.

II

Anatomie des Cryptogames vasculaires

Ce chapitre sera nécessairement incomplet; nous avons voulu seulement montrer ici comment les principes fournis par l'étude des *Selaginella* pouvaient également s'appliquer aux autres groupes; l'étude détaillée de ces groupes, déjà terminée pour plusieurs d'entre eux, viendra en son temps, avec les indications bibliographiques nécessaires.

1. *Les Lycopodium*. Le cylindre central de la tige, la stèle, est formée de faisceaux caulinaires exactement comparables à ceux des *Selaginella*; leur protoxylème et leur protophloëme se trouvent à l'extrémité externe souvent élargie et obtuse qui donne insertion aux faisceaux foliaires (fig. 24 c, pl. XII); leur métaxylème est centripète. Ces cordons foliaires sont plus ou moins

nombreux selon les espèces; ils sont disposés radialement autour du centre de la tige; on en trouve deux (*Lycopodium Selago*, propagules), quatre (*L. volubile*, *L. nummularifolium*, *L. tetragonum*), six (*L. selago*, tige), un nombre plus grand (*L. cernuum*, *L. alpinum*, *L. annotinum*, *L. clavatum*, *L. gnidioides*, etc.).

Lorsque ces cordons ont leur extrémité élargie, on voit, en étudiant le développement du protoxylème, qu'ils reçoivent souvent *plusieurs* faisceaux foliaires (*L. Selago*); c'est le cas rencontré dans *Selaginella rupestris*; plus rarement, ces cordons libéro-ligneux ne recoivent qu'un seul faisceau foliaire; ils ont alors une extrémité aiguë (*L. tetragonum*). On conçoit dès lors comment le nombre des cordons libéro-ligneux varie avec le cycle foliaire, sans être forcément en correspondance exacte avec lui, et comment d'autre part, il peut varier avec les niveaux; l'influence de la disposition des feuilles sur le nombre de ces cordons est d'ailleurs absolument hors de doute; la même espèce, le *Lycopodium Selago* n'a que deux cordons dans ses propagules; il en possède six dans la tige; le nombre des faisceaux diminue également dans les dernières ramifications.

Ces cordons libéro-ligneux ou faisceaux caulinaires peuvent être réunis au centre, soit seulement par leur métaphloème, soit aussi par leur métaxylème; lorsque cette dernière modification porte sur tous les faisceaux (*L. tetragonum*), on a une disposition analogue à celle que nous avons rencontrée dans *Selaginella uliginosa*; plus fréquemment, l'union des métaxylèmes ne se fait que pour un certain nombre de faisceaux, les autres étant réunis seulement par leur métaphloème (fig. 24 e, pl. XII).

Il est souvent difficile de voir le protophloème sur les tiges âgées, à la pointe des faisceaux; cela tient à ce que les faisceaux foliaires sont très peu développés; mais il sera toujours possible de le retrouver en étudiant les départs foliaires vers le point de végétation.

En résumé, on trouve dans la tige des *Lycopodium* un ensemble de faisceaux caulinaires ayant même structure, même orientation, mêmes relations avec les feuilles que ceux des *Selaginella* : ils sont

réunis en une stèle ou cylindre central, soit seulement par leur métaphloème, soit aussi par leur métaxylème; le plus souvent avec un mélange des deux dispositions; le nombre de ces faisceaux est, avec les restrictions faites précédemment, sous l'influence du cycle foliaire.

II. *Les Tmesipteris.* Dans les *Tmesipteris*, les feuilles sont longuement décurrentes; aussi la section de la tige présente-t-elle un grand nombre de côtes qui correspondent aux rachis des phytons; les feuilles sont nombreuses, dispersées sans ordre sur la tige; leur angle de divergence s'agrandit vers le sommet; vers le bas de la tige, les feuilles se trouvent réduites à l'état d'écailles sans faisceau; vers la partie supérieure, on trouve des feuilles unies deux par deux à leur base; leur rachis commun se continue dans la tige, sans présenter aucune différence avec celui des feuilles ordinaires : elles sont fertiles ou stériles.

La tige, considérée dans sa partie moyenne, possède un nombre variable de cordons ligneux, orientés en cercle autour d'une large moelle; leur nombre diminue vers le haut et les derniers se rendent directement dans les dernières feuilles; ce sont des cordons foliaires; leur structure diffère de ceux des *Lycopodium* et des *Selaginella*; le métaxylème n'est plus uniquement centripète; il entoure le protoxylème qui se détruit peu à peu, laissant une lacune (fig. 24 f, pl. XII) ; ces cordons ligneux se touchent tangentiellement et peuvent s'anastomoser; le liber forme une couronne autour de ces faisceaux ligneux et les cellules grillagées sont faciles à reconnaître; en effet, elles deviennent fibreuses; le protophloème correspond bien encore à l'insertion des faisceaux foliaires sur ces cordons; la stèle ou cylindre central, ainsi composée, est entourée d'un endoderme.

De nombreux faisceaux foliaires partent de ces cordons; qu'ils appartiennent à un phyton simple ou à un double phyton fructifère, leur structure est la même; ils sont formés d'un îlot de protoxylème à vaisseaux assez larges, entourés plus ou moins complétement par le liber; dans l'unique nervure de la feuille, ils conservent la même disposition tout en diminuant le nombre

de leurs éléments; s'il s'agit d'un double phyton, le faisceau se divise à la base des deux limbes pour fournir la nervure.

Les cellules de l'écorce, ainsi que celles de la moelle deviennent collenchymateuses.

En descendant vers la partie inférieure de la tige, il se produit une modification dans la structure de ces cordons; leur nombre diminue progressivement et le métaxylème devient centripète; une section dans cette partie montre donc trois ou quatre cordons ligneux avec protoxylème extérieur et métaxylème centripète; ces cordons sont très développés et arrivent à s'unir tangentiellement; ils sont entourés par une couche continue de liber et l'endoderme; plus bas encore, leur nombre se réduit à deux; ils s'unissent alors au centre de la tige par leur métaxylème; on est arrivé au rhizome.

C'est nous qui avons fait connaître le premier l'existence du rhizome chez les *Tmesipteris* (1); cet organe se ramifie selon une fausse dichotomie; l'individualité foliaire a disparu; il n'existe aucune trace de feuilles sur le rhizome; l'assise externe de l'écorce porte de longs poils bruns rougeâtres; la stèle est à section arrondie, formée de deux faisceaux ligneux, confluents au centre par leur métaxylème et de deux faisceaux libériens alternes, le tout entouré par l'endoderme; c'est la structure d'une racine. Cependant la nature caulinaire de cet organe s'accuse encore par le mode de ramification; chaque branche s'unit à l'axe à la manière d'un rameau, c'est-à-dire que sa stèle parcourt l'écorce de *haut en bas* pour se réunir dans l'axe à celui de la stèle d'une ramification opposée; en d'autres termes, le rhizome des *Tmesipteris* est un organe de transition qui nous conduit à la racine; l'individualité foliaire a disparu; seule l'individualité des rameaux persiste.

III. *Les Psilotum.* Chez les *Psilotum*, la feuille est en voie de disparition; la tige ne possède que de petites écailles sans faisceau; ces écailles sont placées sur des côtes saillantes qui sil-

(1) P. A. Dangeard. Le rhizome des *Tmesipteris* (Comptes-rendus de l'Académie des sciences, 1888).

lonnent longitudinalement la tige ; au nombre de deux dans les dernières ramifications, elles deviennent beaucoup plus nombreuses à la partie inférieure des tiges ; la position des feuilles sur ces côtes indique qu'elles correspondent aux séries de phytons qui composent la plante.

D'après ce que nous avons vu chez les *Lycopodium*, les *Selaginella*, les *Tmesipteris*, on ne sera nullement surpris de trouver une concordance entre le nombre des côtes et celui des faisceaux du cylindre central ; les perturbations sans importance que l'on remarque de temps en temps, sont dues aux anastomoses latérales qui peuvent se produire entre faisceaux ; la pointe de ces faisceaux montre du protoxylème. Dans les rameaux, où le nombre des faisceaux est de deux à quatre, ils sont réunis au centre par leur métaxylème (fig. 24' y, pl. XII) ; à la partie inférieure des tiges, où le nombre des faisceaux est de cinq à huit, le métaxylème n'atteint pas le centre ; il y a une moelle qui peut être sclérifiée (fig. 24 h, pl. XII). Les libers de ces faisceaux sont unis tangentiellement en une couche continue autour du bois et recouverts par l'endoderme. Ces faisceaux caulinaires correspondent aux cordons foliaires des *Selaginella*, des *Lycopodium*, des *Tmesipteris* ; leur protoxylème s'accuse davantage à la base des écailles foliaires et il est situé un peu à côté du plan vertical médian de ces écailles comme dans les groupes précédents. Le liber présente une différence en rapport avec la diminution de l'individualité foliaire ; le faisceau foliaire étant absent, le protophloëme a disparu au contact du protoxylème.

Le rhizome présente la même structure dans ses traits essentiels.

Tous les anatomistes ont constaté la ressemblance qui existe entre la structure des *Psilotum* et celle des racines ordinaires ; mais je pense qu'aucun n'a donné l'interprétation qui précède ; cette interprétation, cependant, permet de voir les relations qui existent entre cette structure et celle des groupes voisins, et surtout elle montre bien la nature des racines : ce sont des axes de nature caulinaire dans lesquels l'individualité foliaire a disparu.

IV. *Les Salviniacées.* On sait que le *Salvinia natans* a des feuilles verticillées par trois; deux de ces feuilles ont la forme ordinaire, une nervure médiane et de fines nervures divergentes; la troisième feuille est submergée et se découpe en nombreux cordons pourvus de poils absorbants.

Dans les feuilles ordinaires, les petites nervures divergentes sont constituées par un faisceau très réduit ; il y a un endoderme complet à *plissements*; une trachée s'appuie sur cet endoderme directement, et quatre à six cellules remplissent l'espace compris entre la trachée et l'endoderme ; ce faisceau est donc nettebilatéral; dans la grosse nervure médiane, le système libéro-ligneux est encore entouré complètement par l'endoderme; les cellules endodermiques ou du moins quelques-unes d'entre elles, prennent une cloison tangentielle intérieure aux plissements, ainsi que l'a signalé M. Van Tieghem (1). Le bois comprend des vaisseaux plus petits au centre (trachées), et des vaisseaux plus grands tout autour; extérieurement, trois îlots libériens composés de cellules très petites, s'appuyant directement sur l'endoderme. Vers l'extrémité du limbe, la structure reste la même; toutefois le bois a tendance à se rapprocher d'un côté de l'endoderme et les îlots libériens peuvent se confondre.

Dans la feuille transformée, la section d'un cordon montre un cylindre central étroit; une petite trachée en occupe le centre; deux vaisseaux plus grands, accolés, la touchent d'un côté; deux autres de même grandeur se trouvent de l'autre côté; ils sont isolés et l'un d'eux s'appuie contre l'endoderme; il n'y a qu'une assise de cellules libériennes; plusieurs cellules de l'endoderme prennent une cloison tangentielle.

Dans la tige, le cylindre central est large; l'endoderme présente çà et là une cloison tangentielle; on trouve, disséminés dans un parenchyme central, des vaisseaux dont les plus larges sont remplacés par une lacune; le liber est extérieur, mais se relie insensiblement au parenchyme central contenant les vaisseaux;

(1) Van Tieghem. Sur la limite entre le cylindre central et l'écorce, loc. cit.

nous n'avons pu jusqu'ici observer un ordre déterminé dans la distribution des vaisseaux.

En résumé, on retrouve bien, dans le *Salvina natans*, le faisceau qui forme les fines nervures des feuilles; mais il est difficile de dire exactement où commence la stèle ; c'est approximativement, dans la nervure médiane; cette difficulté vient de la modification apportée par la vie aquatique et est du même ordre que celles des *Elodea*, *Ceratophyllum*, etc.

Nous devons faire remarquer que le cylindre central des cordons de la feuille submergée a ses éléments disposés exactement comme ceux du porte-racines de *Selaginella Kraussiana*; on voit par ce simple fait, l'impossibilité absolue de classer certains organes en tiges ou racines d'après la disposition des éléments du système libéro-ligneux; il faut admettre des organes de transition.

La description de la tige de *l'Azolla*, donnée par M. Strasburger (1) et celle de M. Van Tieghem (2), se rapprochent étroitement de celle que nous avons rencontrée dans les cordons de la feuille submergée de *Salvinia*.

V. *Les Marsiliacées*. Avec ce groupe, le système libéro-ligneux se complique; le phyton, en effet, prend un grand développement : la feuille est portée sur un long pétiole et le limbe possède quatre folioles parcourues par des nervures.

Jusqu'ici nous n'avons rencontré avec certitude que des stèles simples ou binaires comprenant deux faisceaux (*Selaginella sp.*) ou des stèles composées, comprenant plus de deux faisceaux (*Selaginella sp. Lycopodium*, *Tmesipteris*, *Psilotum*) et encore était-ce seulement dans la tige.

Il est nécessaire dans les *Marsilia* d'aller jusqu'aux plus fines nervures pour retrouver le faisceau : il est entouré par un endoderme à plissements fort nets; le bois forme une bande légèrement concave qui s'appuie directement sur l'endoderme à ses extrémités et même parfois par un de ses côtés ; la trachée initiale se trouve vers le centre de la bande ligneuse; un îlot libérien

(1) Strasburger. Ueber *Azolla*. Jéna, 1873, p. 44.
(2) Van Tieghem. Origine des membres endogènes, loc. cit., p. 544, fig. 575.

occupe l'espace compris entre le bois du côté concave et l'endoderme; dans les nervures plus grosses, la bande ligneuse devient diamétrale, les trachées initiales se localisent à ses extrémités et un nouvel îlot libérien se montre à l'opposé du premier; c'est une *stèle simple* qui diffère de celles que nous avons rencontrées dans les tiges, en ce que le liber ne se divise plus en proto et métaphloëme.

Dans le pétiole, le système libéro-ligneux comprend deux stèles simples, formant un V, et réunies sous un endoderme commun.

Dans la tige, il y a un certain nombre de *stèles simples* réunies tangentiellement en anneau ; on peut donc distinguer un endoderme interne, un liber interne, un anneau ligneux, un liber externe recouvert par un endoderme. M. Van Tieghem désigne cette disposition sous le nom de *gamostélie.*

VI. *Les Fougères.* Ce groupe présente dans sa structure des complications analogues à celles des *Marsilia* et cela à cause du grand développement que prend généralement le phyton.

On retrouve les faisceaux simples dans les fines nervures, plus bas les stèles simples, les stèles composées; ces dernières se présentent avec des variations très grandes quant au nombre et à la disposition des faisceaux constituants; le métaxylème atteint fréquemment un développement considérable.

Dans la tige, le système libéro-ligneux est composé d'une seule stèle centrale *(Hymenophyllum)*; de plusieurs stèles simples, disposées en ellipse autour du centre (*Polypodium*, *Davallia*, etc.); ces stèles peuvent s'unir tangentiellement en anneau (*Microlepia*). (1)

Dans les pétioles, les modifications sont beaucoup plus grandes; ce sont le plus souvent des stèles composées qui forment le système libéro-ligneux de cette partie de la feuille et M. Colomb a pu proposer une classification des Fougères fondée sur les différences d'aspect que présentent ces stèles (2).

On peut objecter certainement contre l'idée de polystélie, qu'il

(1) Nous suivons ici complètement les idées de MM. Van Tieghem et Douliot (Origine des membres endogènes, loc. cit., p. 529.542).

(2) Colomb. Classification des fougères de France (Bull. Soc. Bot. 1888).

y a tous les passages entre le faisceau et la stèle simple ou binaire, entre la stèle simple et la stèle composée ; nous n'y contredisons pas ; on trouve bien chez les Phanérogames tous les passages entre un faisceau ordinaire et un arc libéro-ligneux, entre ce dernier et un anneau irrégulier, entre un anneau irrégulier et un cylindre central ou stèle : ce sont là, dans ces deux cas, des choses comparables.

VII. *Les Equisetum.* Avec les *Equisetum*, il semble que nous approchions des Phanérogames. On trouve les faisceaux de la gaine foliaire et ceux de la tige construits sur un même plan ; le bois est courbé en arc à concavité tournée vers l'extérieur ; la concavité de l'arc ligneux est plus ou moins prononcée selon les espèces et le niveau auquel on l'examine ; c'est dans cette concavité que se trouve le liber ; le bois est formé de protoxylème : les plus petits vaisseaux sont généralement aux extrémités de l'arc ; à la partie interne du faisceau, il se forme une lacune chez plusieurs espèces, ce qui amène la disparition des vaisseaux voisins.

Ces faisceaux nous conduisent directement aux faisceaux collatéraux ordinaires des Dicotylédones ; ils en diffèrent en ce que la différenciation ligneuse ne se fait point régulièrement à partir de la pointe vers les extrémités ; nous avons trouvé déjà des faisceaux à structure bien voisine dans la feuille de *Selaginella sulcata*. C'est la première fois cependant que nous trouvons dans la tige de tels faisceaux rangés régulièrement en cercle ; jusqu'ici les faisceaux caulinaires nous avaient montré un abondant développement de métaxylème centripète (*Selaginella*, *Lycopodium*, *Psilotum*).

On sait que ces faisceaux peuvent être entourés complètement par l'endoderme (*E. limosum*) ; d'autres fois, les faisceaux fusionnent latéralement leurs endodermes (*E. hiemale*) ; on connaît également leur course dans la gaine et la tige.

Nous aurions certainement passé ici sous silence le groupe des Fougères et celui des *Equisetum*, pour lesquels nous n'apportons aucune observation nouvelle, si nous n'avions pas eu à examiner la valeur scientifique de la théorie du faisceau de M. Bertrand.

III

La théorie du faisceau de M. Bertrand

M. Bertrand est l'auteur d'une théorie du faisceau qu'il s'efforce d'appliquer à l'ensemble de l'anatomie végétale ; on retrouve des traces de cette théorie dans plusieurs travaux récents : à la retraite de notre maître (1), M. Morière, elle a été apportée à la Faculté de Caen par un élève de M. Bertrand, M. Lignier.

Nous aurions pu démontrer plus tôt que cette théorie n'est pas née viable ; des considérations particulières nous avaient retenu, sans doute à tort ; mais la démonstration,pour avoir été retardée, n'en sera que plus décisive.

Dans cette théorie (2), on distingue les faisceaux en unipolaires et multipolaires (monocentres, polycentres); un faisceau ordinaire de Phanérogames est un faisceau unipolaire ; le système libéro-ligneux de la racine *tout entier* est un faisceau multipolaire : tout le système libéro-ligneux des Cryptogames vasculaires serait une *combinaison* de faisceaux bipolaires ; examinons tout d'abord les principes.

A. — Le centre de différenciation ligneuse d'une section transversale d'un faisceau est le point de cette section où se montre la première trachée ; il est désigné par Δ.

B. — Le point central d'un faisceau est le centre de figure de ce faisceau ; il est désigné par γ.

C. — Dans toute section transversale d'un faisceau primaire quelque soit le nombre de ses centres de développement Δ, les éléments ligneux caractérisent leurs parois du ou des points Δ vers le point γ : c'est la règle de différenciation ligneuse du faisceau.

D. — Dans tout faisceau, les massifs libériens caractérisés par les cellules grillagées, occupent les positions les plus éloignées possible des lignes de différenciation ligneuse : c'est la règle de position libéro-ligneuse.

E. — Le centre de figure d'une section transversale quelconque d'un organe, est le centre géométrique de la section transversale de cet organe si c'est un axe, et celle de l'axe du système ramifié dont il dépend immédiatement si c'est un appendice : il est désigné par G.

(1) Voir : P.-A. Dangeard. Notice biographique sur J. Morière (Journal de Botanique 1889).

(2) C.-E. Bertrand. Théorie du faisceau (Bull. sc. du Nord, 2e série, 3e année).

F. — Une section transversale quelconque d'un faisceau quelconque d'un membre est défini, lorsqu'on connaît :

1° La position de son centre de figure γ.

2° Le nombre de ses centres de développements Δ.

3° La position de ses points Δ par rapport à la droite $C\gamma$ qui joint le centre de figure du membre au centre de figure du faisceau.

On distingue des axes et des appendices.

G. — Les axes sont ainsi caractérisés : les sections de ceux de leurs faisceaux primaires que rencontre une quelconque de leurs coupes transversales d'ensemble sont symétriquement disposés par rapport à plusieurs droites C S passant toutes par le même point.

H. — Les appendices sont caractérisés par ce fait que les sections de ceux de leurs faisceaux primaires que rencontre une quelconque de leurs coupes transversales d'ensemble, sont symétriquement disposées par rapport à une seule droite C S.

Les axes connus sont : 1° Les tiges ; 2° les stipes ; 3° les racines.

Les catégories d'appendices sont : 1° les feuilles ; 2° les frondes ; 3° les porte-racines.

I. — La tige est un axe dont tous les faisceaux primaires sont monocentres (unipolaires).

Si les systèmes des faisceaux de plusieurs tiges et leurs émergences sont réunis par un tissu fondamental commun l'on a une fasciation de tiges ; l'organe qui en résulte est un cladode de Tiges.

J. — Un stipe est un axe dont tous les faisceaux primaires sont bicentres (bipolaires) ; il n'existe que chez les Cryptogames vasculaires. Il existe *chez toutes*.

K. — La racine est un axe qui ne présente qu'un seul faisceau primaire polycentre.

L. — La feuille est un appendice primaire de la tige.

M. — La fronde est un appendice primaire du stipe.

N. — Les porte-racines sont des appendices secondaires à un seul faisceau monocentre (1).

La partie la plus extraordinaire de cette théorie est sans contredit celle qui concerne les Cryptogames vasculaires (J).

Il y aurait un seul faisceau bipolaire chez les *Selaginella*, deux faisceaux en croix chez les *Lycopodium*. Les *Tmesipteris* et les *Psilotum* se prêtant assez peu à cette interprétation, M. Bertrand déclare qu'il y a fasciation ; le faisceau des *Equisetum* ne serait qu'une réunion de deux faisceaux bipolaires. Enfin, chez les Fou-

(1) Ces définitions de A à E sont empruntées à la Théorie du faisceau, *loc. cit.*; les autres viennent des premiers numéros des Archives Botaniques du Nord de la France.

gères, il faut se livrer à une gymnastique impossible pour retrouver partout et toujours ces faisceaux bipolaires.

Je ne m'arrêterai pas longtemps à démontrer que la tige des Phanérogames ne peut être caractérisée par des faisceaux unipolaires, orientés normalement à la manière indiquée par la théorie.

La tige hypocotylée est bien certainement un *axe de nature caulinaire* (1); cependant, les faisceaux, dans la grande généralité des cas, ne sont point disposés symétriquement par rapport aux rayons C S, comme l'exigerait la règle formulée (G); il en est de même dans beaucoup de tiges non régulièrement sphériques, enfin on sait que nombre de pétioles ont un anneau régulier de faisceaux orientés comme dans la tige.

En réalité, tout anatomiste sait que l'orientation des faisceaux, leurs rapports, leur structure subissent de nombreuses variations; on ne peut donc caractériser l'axe caulinaire d'après la disposition du système libéro-ligneux que d'une façon très générale (2).

Il semble que l'on soit obligé d'avoir recours à *sa nature* même et non à *sa structure* et de faire intervenir l'idée de l'individualité foliaire (3).

Si la théorie de M. Bertrand est inexacte en ce qui concerne la tige des Phanérogames, elle nous semble presque fantaisiste, lorsqu'il s'agit de Cryptogames vasculaires; chacun pourra en juger.

En effet, que dit cette théorie de la structure des *Selaginella ?*

Les *Selaginella*, dit M. Bertrand, sont des plantes à un *seul faisceau bipolaire*, dont le centre de figure coïcide avec le centre de figure de la tige.

Or, qu'avons-nous vu, de toute évidence, dans ce travail?

1° Que dans le prétendu faisceau bipolaire, la différenciation des éléments libériens se fait à *l'inverse* des règles fixées par la théorie du faisceau (D);

(1) P. A. Dangeard. Sur le mode d'union de la tige et de la racine, loc. cit.

(2) Consulter : Van Tieghem. Traité de botanique, 2e édition.

(3) Consulter : P. A. Dangeard. Recherches de morphologie et d'anatomie végétales, loc. cit.

2° Que ce prétendu faisceau bipolaire peut avoir quatre pointements de protoxylème, ayant *même valeur :* leur disposition ne correspond nullement à la définition de l'axe (G) ;

3° Que les *Selaginella* ont un nombre *variable* de faisceaux caulinaires comparables à ceux des Phanérogames ; ils sont *isolés* ou *réunis* en stèle, *foliaires* ou *anastomotiques* ; leur *course* dans l'axe et leurs *rapports* avec les feuilles ont pu être établis.

Bien que ce seul fait suffise à renverser toute sa Théorie, M. Bertrand sera bien obligé de se rendre à l'évidence et d'admettre que ce sont des faisceaux ; en effet, on a vu l'identité presque absolue qui existe entre le faisceau d'un porte-racines et le faisceau caulinaire ; or, M. Bertrand appelle le premier faisceau monocentre (N) ;

4° Que, contrairement à la Théorie du faisceau (1), il n'y a aucune production secondaire spéciale chez les Sélaginelles ; l'insertion des porte-racines ne modifie en rien le rapport des faisceaux caulinaires.

Dans les *S. lævigata*, *S. inaequalifolia*, les pointements de protoxylème des bandes ligneuses latérales, lorsqu'elles donnent insertion à des faisceaux foliaires, se différencient en même temps que ceux de la stèle médiane ; les tiges de ces plantes ne répondent point à la définition de l'axe (G).

Avant d'aller plus loin, nous pouvons montrer que le système libéro-ligneux de la racine ne doit pas être considéré comme un faisceau multipolaire (K)

En effet, tous les anatomistes, M. Bertrand y compris, admettent la comparaison entre le système libéro-ligneux d'une racine et celui des *Selaginella* ; nous venons d'établir, que dans les *Selaginella*, la stèle est formée de deux ou de quatre *faisceaux caulinaires* réunis par leur métaxylème ; il s'ensuit naturellement que, dans la racine, le cylindre central est composé, lui aussi, de *plusieurs faisceaux* ; la seule différence consiste dans la disparition du pro-

(1) Loc. cit. Tout ce qui est dit dans ce travail, depuis la page 23 à la page 35, est erroné comme le témoignent les courses de faisceaux que nous avons déterminées pour un grand nombre d'espèces.

tophloème au contact du protoxylème; ce fait est dû, nous l'avons vu, à l'absence de feuilles. La présence d'un seul cordon procambial ne saurait en rien infirmer cette conclusion, puisque même chose se produit dans les *Selaginella*; donc le système libéro-ligneux de la racine comprend plusieurs faisceaux et non un seul faisceau polycentre, comme le dit M. Bertrand (K).

Poursuivons : il est impossible d'attribuer deux faisceaux bipolaires en croix aux *Lycopodium*. Le nombre des pointements de protoxylème est, nous l'avons vu précédemment, sous la dépendance du cycle foliaire; ces pointements ont tous la même valeur; leur nombre *varie* de deux à dix environ. Quelle signification peut donc bien avoir chez les *Lycopodium* l'idée de deux faisceaux bipolaires opposée à celle d'un seul faisceau chez les *Selaginella*? Nous avons vu d'autre part que la disposition des faisceaux et leur nombre sont identiquement les mêmes dans *Selaginella uliginosa* et *Lycopodium tetragonum !*

Chez les *Tmesipteris*, M. Bertrand s'est efforcé de prouver qu'il y avait fasciation ; il serait plus juste sans doute de dire que cet anatomiste s'est trouvé fort embarrassé pour faire rentrer la disposition du système libéro-ligneux de ces plantes dans les règles de son système. Nous avons montré que les cordons libéro-ligneux de la tige sont analogues à ceux des *Selaginella* et des *Lycopodium*; la seule différence est la production de métaxylème autour du protoxylème à la partie moyenne et supérieure de ces tiges. Il n'y avait donc certainement pas lieu d'attribuer un *seul faisceau* à ces plantes, de considérer les rameaux initiaux comme représentant des stipes simples et les rameaux ordinaires comme des *fasciations* de stipes à un seul faisceau ; cette remarque s'applique à l'interprétation de la structure des *Psilotum* qui n'auraient également qu'un seul faisceau. (1)

Il nous suffira à présent pour donner une idée des résultats auxquels cette théorie conduit, en ce qui concerne les autres Cryp-

(1) Il est donc impossible d'accepter la création d'une classe des *Centradesmides* qui serait caractérisée par ce fait que le centre de figure de tous les faisceaux coïnciderait avec le centre de figure du stipe (Archiv. Bot. loc. cit , p. 558.)

togames vasculaires, de faire une comparaison qui rend la chose d'une manière saisissante et juste.

Supposons qu'un anatomiste, ayant étudié tout d'abord un pétiole de Phanérogame, y ait trouvé un anneau libéro-ligneux complet, régulier, une stèle : que partant de là, et étudiant ensuite la tige, il ait voulu voir et décrire partout et toujours des *combinaisons* de cette stèle au lieu et place de ses éléments constituants : les faisceaux ; les résultats auront lieu certainement de nous étonner.

C'est ce qui est arrivé à M. Bertrand, dans l'étude des Cryptogames vasculaires et de la racine ; ses élèves l'ont suivi tout naturellement ; cet auteur s'est trompé dans le choix de l'unité et fatalement, logiquement même, il s'est trouvé entraîné aux conclusions que nous avons relevées dans cet examen rapide.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE X, fig. 1-19

Selaginella spinosa, fig. 1-2

Fig. 1. Section transversale de la tige ; le bois de la stèle montre quatre pointements de protoxylème dont deux réunis ; *e* endoderme.

Fig. 2. Epiderme de la face inférieure d'une feuille avec stomates.

S. rupestris, fig. 3-4 et 9

Fig. 3. Section de la tige ; feuilles disposées tout autour ; *c*, coussinet chlorophyllien persistant au-dessus du départ du limbe des feuilles ; stéréome externe ; faisceaux foliaires dans l'écorce ; le protoxylème occupe les deux petits côtés du rectangle formé par le bois ; c'est de là que se détachent tous les faisceaux foliaires.

Fig. 4. Schéma indiquant le mode d'insertion des faisceaux foliaires.

Fig. 9. Section de la feuille ; mésophylle rameux entre deux épidermes semblables ; les stomates sont localisés uniquement dans le sillon longitudinal *s* de la face inférieure.

S. uliginosa, fig. 5-8

Fig. 5. Section de la tige au niveau de l'union du limbe de deux feuilles opposées ; le rachis des deux feuilles opposées supérieures se dessine par l'apparition de tissu chlorophyllien *c*, dans l'écorce ; bois de la stèle formant rectangle avec protoxylème aux angles.

Fig. 6. Coussinet du rachis bien développé avec tissu chlorophyllien analogue à celui du limbe ; faisceaux en deux groupes.

Fig. 7. Détail du système libéro-ligneux au même niveau, avec les trabécules endodermiques.

Fig. 8. Course des quatre cordons foliaires, isolés dans le bas des rameaux, réunis plus haut.

S. pumila, fig. 10-11

Fig. 10. Section de la tige.

Fig. 11. Epiderme plissé sur les deux faces.

S. apus, fig. 12-13

Fig. 12. Section de la tige ; trabécules en cordons repliés dans la lacune ; *e* endoderme.

Fig. 13. Section de la feuille sur les bords.

S. uncinata, fig. 14-19

Fig. 14. Section d'un rameau avec le départ d'un faisceau foliaire.

Fig. 15. Détails du système libéro-ligneux ; trabécules *e* à divers états de développement.

Fig. 16. Section au niveau d'une ramification ; départ d'un porte-racine *p*.

Fig. 17. Epiderme supérieur vu de face.

Fig. 18. Section d'une feuille latérale ; épiderme supérieur à gros chromatophores ; mésophylle rameux ; épiderme inférieur à cellules rectangulaires.

Fig. 19. Schéma indiquant le départ des rameaux et la formation du cordon ligneux médian, qui s'isole peu à peu de la stèle médiane.

PLANCHE XI, fig. 1-21

S. Martensii, fig. 1-3

Fig. 1. Section de l'axe entre les deux premières feuilles et la spore.

Fig. 2. Section de l'axe un peu au-dessus des deux premières feuilles ; deux pointements de protoxylème ; *e* cellule endodermique.

Fig. 3. Course longitudinale des faisceaux dans l'axe.

S. atro-viridis, fig. 4 et 16

Fig. 4. Course des faisceaux dans l'axe ; on voit qu'il peut y avoir, selon le niveau, deux, trois ou quatre faisceaux sur une section de la stèle ; les deux externes seuls sont foliaires ; les autres sont anastomotiques ; ce n'est que plus haut qu'ils deviennent foliaires à leur tour.

Fig. 16. Section de la feuille montrant la disposition des éléments ligneux et libériens du faisceau.

S. monospora, fig. 5-7

Fig. 5. Section de la stèle ; endoderme.

Fig. 6. Course des faisceaux dans l'axe.

Fig. 7. Section de la tige au niveau du départ de deux feuilles.

S. inæqualifolia, fig. 8-9 et 17

Fig. 8. Schéma indiquant la disposition des trois cordons ligneux dans l'axe et leur formation à la base des rameaux *a*.

Fig. 9. Schéma indiquant le mode de formation des cordons latéraux aux dépens du médian dans plusieurs ramifications successives ; le médian seul donne normalement insertion aux faisceaux foliaires.

Fig. 17. Section de l'axe au niveau d'une ramification ; *p* stèle des porte-racines.

S. lævigata, fig. 10-15

Fig. 10. Section d'une branche terminale ; stèle unique ; départs foliaires.

Fig. 11. Détails d'une extrémité de la stèle médiane représentée fig. 12 : pointement externe de protoxylème en relation avec le faisceau foliaire ; second pointement latéral anastomotique ; métaxylème à l'état procambial ; cellules annexes au contact du bois ; cellules grillagées plus extérieures ; cellules endodermiques avec épaisissement annulaire médian.

Fig. 12. Section de la tige avec trois cordons libéro-ligneux : les latéraux peuvent se fractionner ; l'endoderme est représenté en pointillé.

Fig. 13. Marche de la différenciation ligneuse dans un point de végétation.

Fig. 14. Détails de structure du cordon libéro-ligneux unique d'un porte-racines; *e* endoderme ; protoxylème formant la pointe ; métaxylème à l'état procambial, entouré par les cellules annexes du liber et plus extérieurement par les cellules grillagées.

Fig. 15. Section d'un porte-racines montrant la manière dont se produisent les dichotomies.

S. caulescens, fig. 19-22

Fig. 19. Forme des cellules de l'endoderme.

Fig. 22. Un cordon foliaire dans l'écorce.

S. flabellata, fig. 18, 20-21

Fig. 18. Section de la tige allant du métaxylème *m* de la stèle à l'épiderme.

Fig. 20. Section de la feuille perpendiculaire à l'axe de cette dernière.

Fig. 21. Section d un rameau avec départs foliaires.

PLANCHE XII, fig. 1-24

S. viticulosa, fig. 1

Fig. 1. Course des faisceaux dans la tige et les rameaux.

S. Kraussiana, fig. 2-9

Fig. 2. Section d'un rameau et départ d'une feuille.

Fig. 3. Section d'un rameau au niveau d'une ramification ; stèle du rameau encore indivisée.

Fig. 4. Structure d'un cordon libéro-ligneux isolé ; le liber entoure le bois et le métaxylème est encore à l'état procambial.

Fig. 5. Course des faisceaux dans l'axe.

Fig. 6. Course des faisceaux dans des germinations ; les faisceaux bien que restant réunis en stèle, présentent les mêmes rapports.

Fig. 7. Structure de l'axe entre la spore et les deux premières feuilles ; protoxylème central ; endoderme avec épaississement annulaire.

Fig. 8. Structure des porte-racines ; protoxylème central ; endoderme mal différencié.

Fig. 9. Section de la feuille, montrant la couche à chromatophores sous l'épiderme supérieur.

S. ciliauricula, fig. 10-11

Fig. 10. Course des faisceaux dans l'axe ; les faisceaux foliaires sont indiqués avec leurs rapports.

Fig. 11. Section de la feuille ; couche palissadique ; faisceau à bois central, entouré par du liber plus abondant à la face inférieure ; assise externe de cellules (endoderme ?) plus grandes.

S. Galeottii, fig. 12

Fig. 12. Section de la tige et départ d'une feuille.

S. sulcata, fig. 13

Fig. 13. Section de la feuille ; le faisceau est nettement bilatéral par suite de la localisation du liber à la face inférieure ; l'endoderme est mal différencié.

S. Lyallii, fig. 14-20

Fig. 14. Section d'un rameau avec deux stèles.

Fig. 15. Section d'un rameau plus âgé ; quatre cordons foliaires distincts.

Fig. 16. Course de ces cordons dans l'axe ; leurs rapports avec les faisceaux des feuilles ; parmi ces derniers, ceux des feuilles latérales sont au trait, ceux des feuilles intermédiaires en pointillé ; mode de départ des ramifications à deux ou quatre cordons ligneux.

Fig. 17. Id. dans un rameau plus gros ; cordons foliaires *a*, *b*, *c*, *d*, au trait ; cordons anastomotiques en pointillé ; leur mode de naissance ; insertion d'un rameau sur un cordon anastomotique.

Fig. 18. Etat de la section à la partie supérieure ; *a*, *b*, *c*, *d*, les cordons foliaires.

Fig. 19. Etat de la section à la partie inférieure. Il est facile, grâce à la fig. 17, de voir comment la structure se retrouve identique au-dessus et au-dessous de la ramification.

Fig. 20. Section d'une tige : *a*, *b*, *c*, *d*, les cordons foliaires ; les autres sont des cordons anastomotiques ; les crêtes de la surface représentent les décurrences du rachis des phytons.

Fig. 21. Section de la feuille ; le faisceau présente une particularité remarquable ; son protoxylème est divisé en trois îlots séparés par du liber.

S. stenophylla, fig. 22

Fig. 22. Section de la feuille ; le liber, plus abondant à la face inférieure, est transformé en fibres.

S. rubricaulis, fig. 23

Fig. 23. Course des faisceaux dans l'axe ; elle ressemble à celle de *S. Kraussiana*, bien que l'espèce reste monostélique dans tout l'axe.

Selaginella, Lycopodium, Tmesipteris, Psilotum, fig. 24

Fig. 24. *a*, *b*, *c*, *d*, *Selaginella*. *a* faisceau caulinaire, px protoxylème, mx métaxylème ; ph protophloème, mh métaphloème (on reconnaîtra facilement ces diverses parties, quand il y aura lieu, dans les figures suivantes) : mode de départ d'un faisceau foliaire.

b, stèle à deux faisceaux ; *c*, stèle à deux faisceaux foliaires et un faisceau latéral anastomotique ; *d*, stèle à quatre faisceaux foliaires.

e, *Lycopodium*, avec départs foliaires ; métaxylème centripète ; autres parties indiquées comme en *a*.

f, *Tmesipteris*, section vers le milieu de la tige ; métaxylème *entourant* le protoxylème dans les faisceaux, ces derniers peuvent être isolés ou réunis par deux tangentiellement ; départs foliaires.

g, *h*, *Psilotum triquetrum ; g*, section d'un rameau à trois côtes ; *f*, feuille sans faisceau ; *r*, rachis ; deux pointements de protoxylème ; métaxylème centripète.

h, Section à la partie inférieure ; cinq pointements de protoxylème ; métaxylème centripète n'atteignant pas le centre ; par suite de l'absence d'un faisceau venant du limbe, le liber tend à devenir alterne avec les pointements de protoxylème, comme dans les racines.

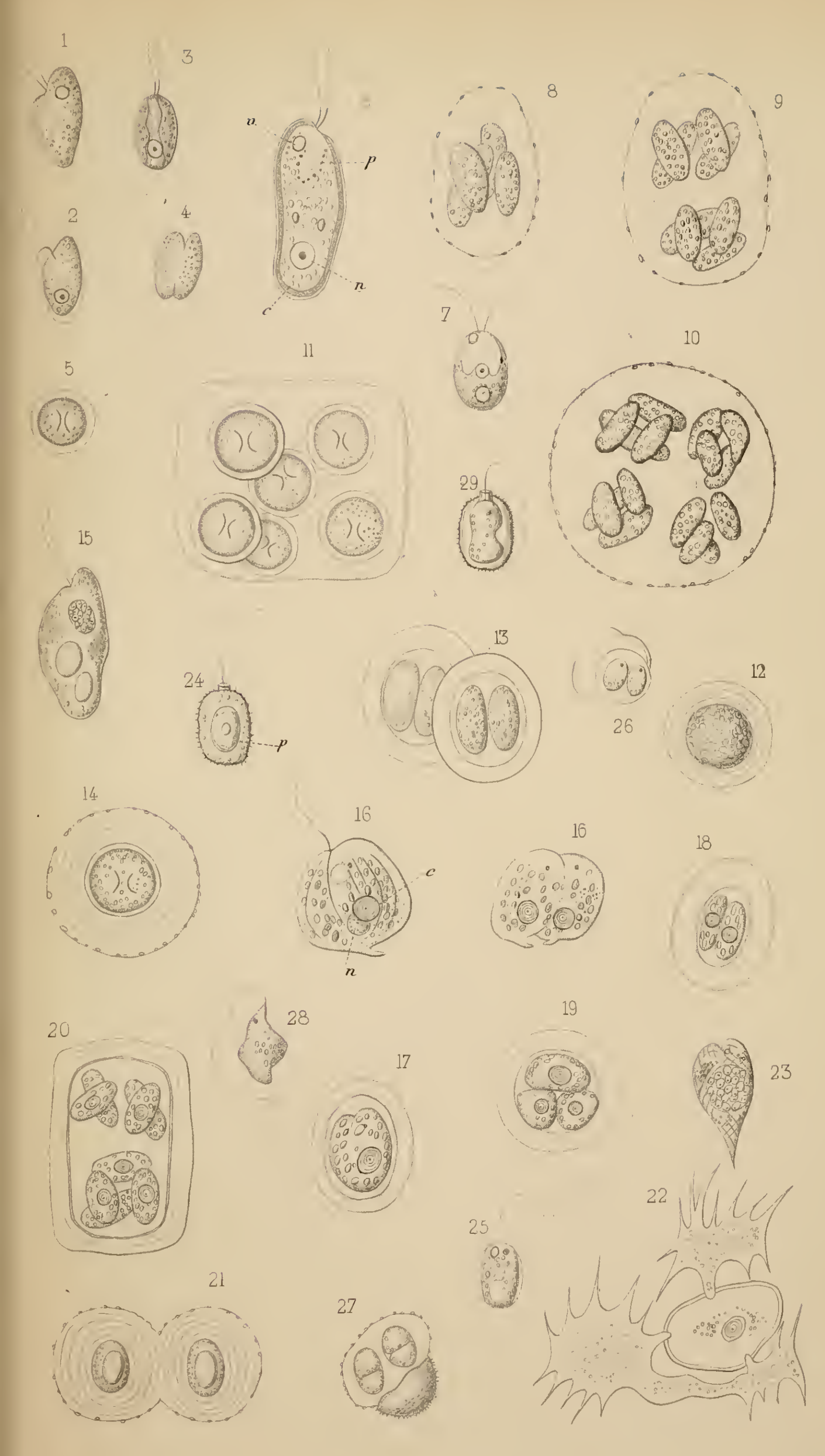
Dans ces dernières figures, l'endoderme est représenté en pointillé.

TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS LA 1re SÉRIE DU « BOTANISTE »

	Pages	Planches
1er FASCICULE. — Recherches sur les *Cryptomonadinæ* et les *Euglenæ*	1-38	— I
2e FASCICULE. — Mémoire sur les Chytridinées....	39-74	— II, III
3e FASCICULE. – Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine chez les Dicotylédones.	75-125	— IV, VII
4e FASCICULE. — Mémoire sur les algues.........	127-174	— VI, VII
5e FASCICULE. — 1º Recherches de Morphologie et d'Anatomie végétales.....................	175-207	— X, XII
2º Etude du noyau dans quelques groupes inférieurs.	208-210	
6e FASCICULE. — Essai sur l'anatomie des Cryptogames vasculaires..........................	211-270	— X, XII

CAEN. — IMPRIMERIE-RELIURE Vve A. DOMIN, RUE DE LA MONNAIE.



Dangeard del

V. Bonnet sc.

Imp. Geny-Gros Paris



P. A. Dangeard del.

V. Bonnet sc.

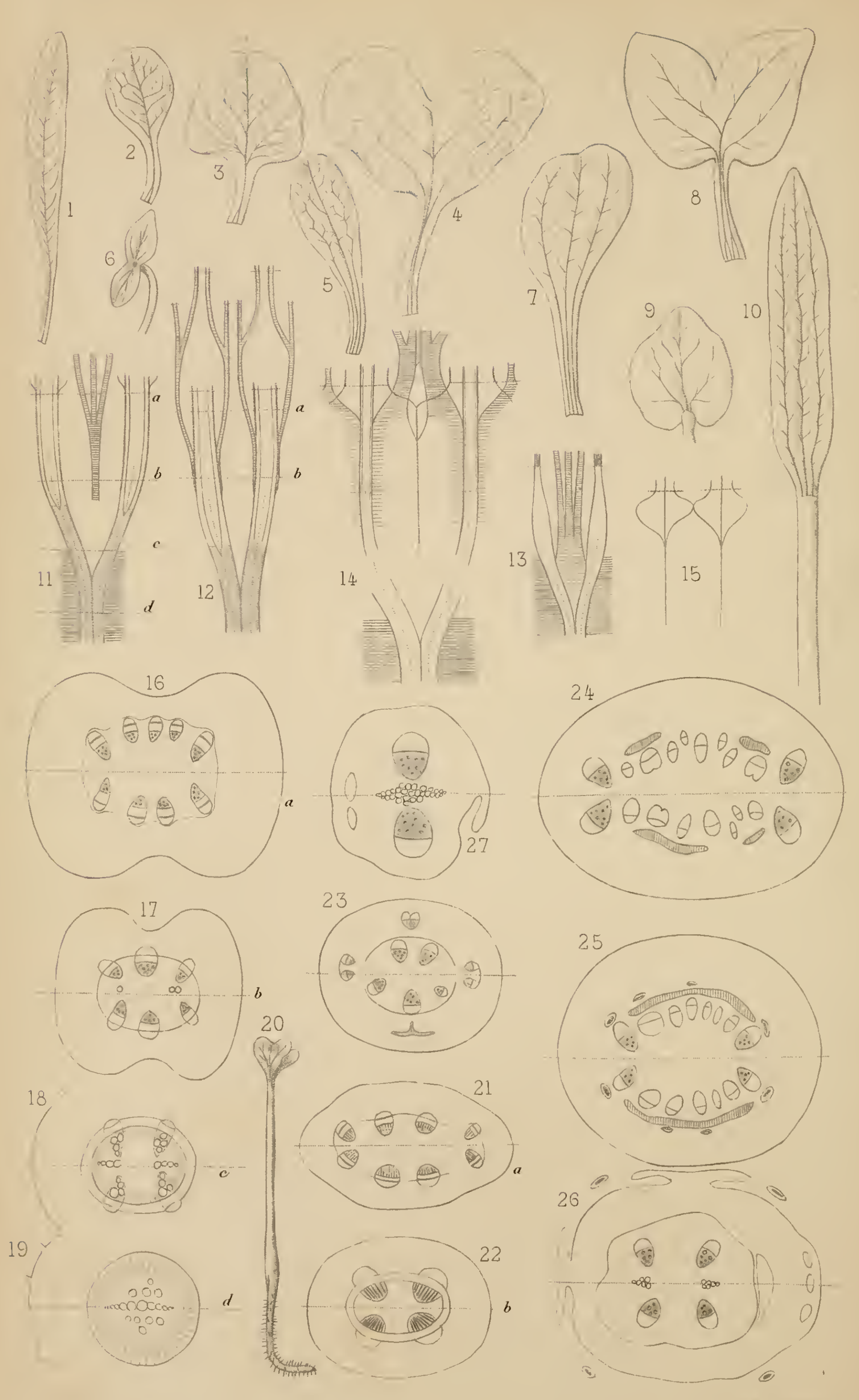
Imp. Geny-gros, Paris.



P.-A. Dangeard del.

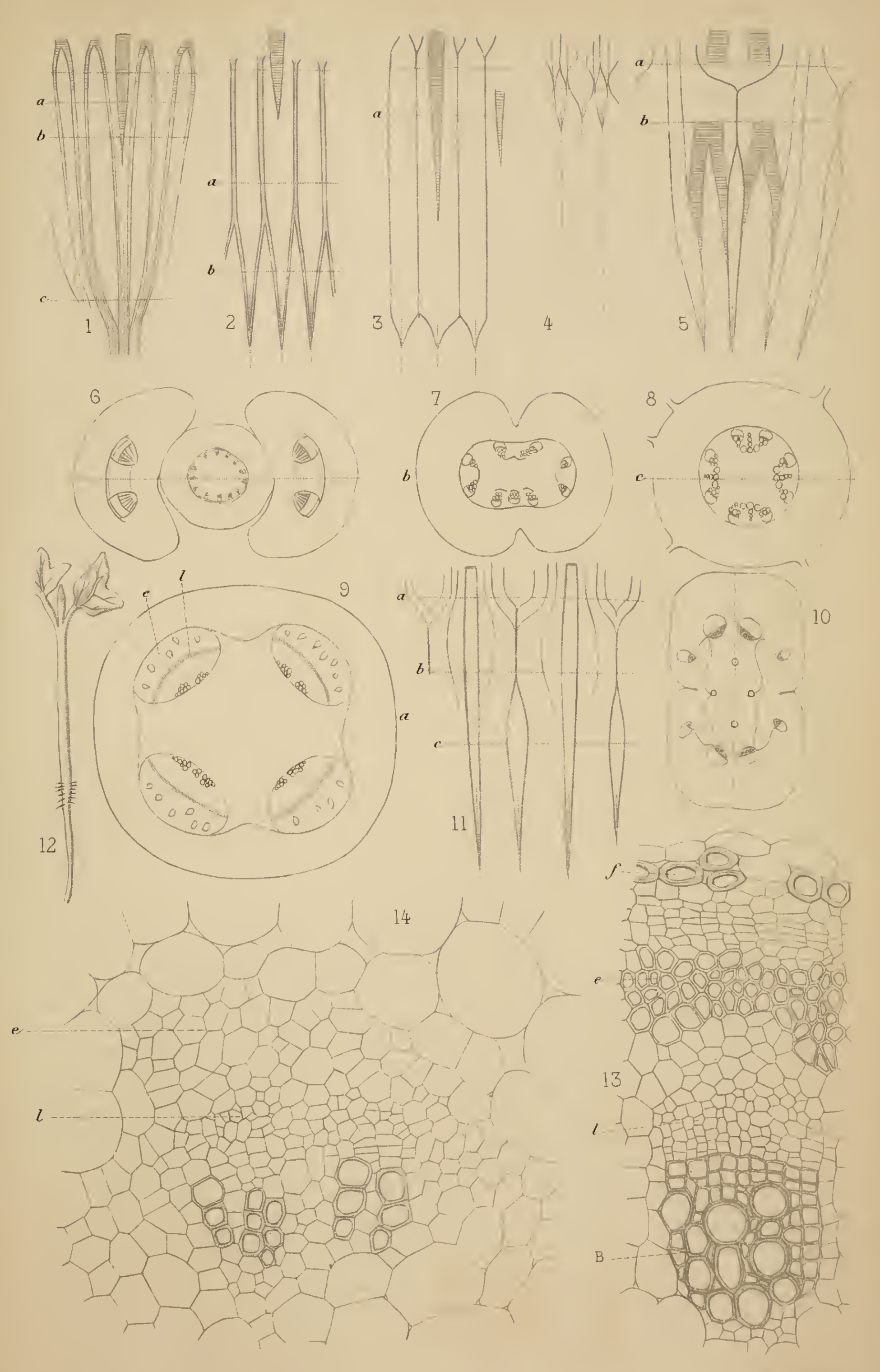
V. Bonnet sc.

Imp. Gény-Gros, Paris



P. A. Dangeard del. V. Bonnet sc

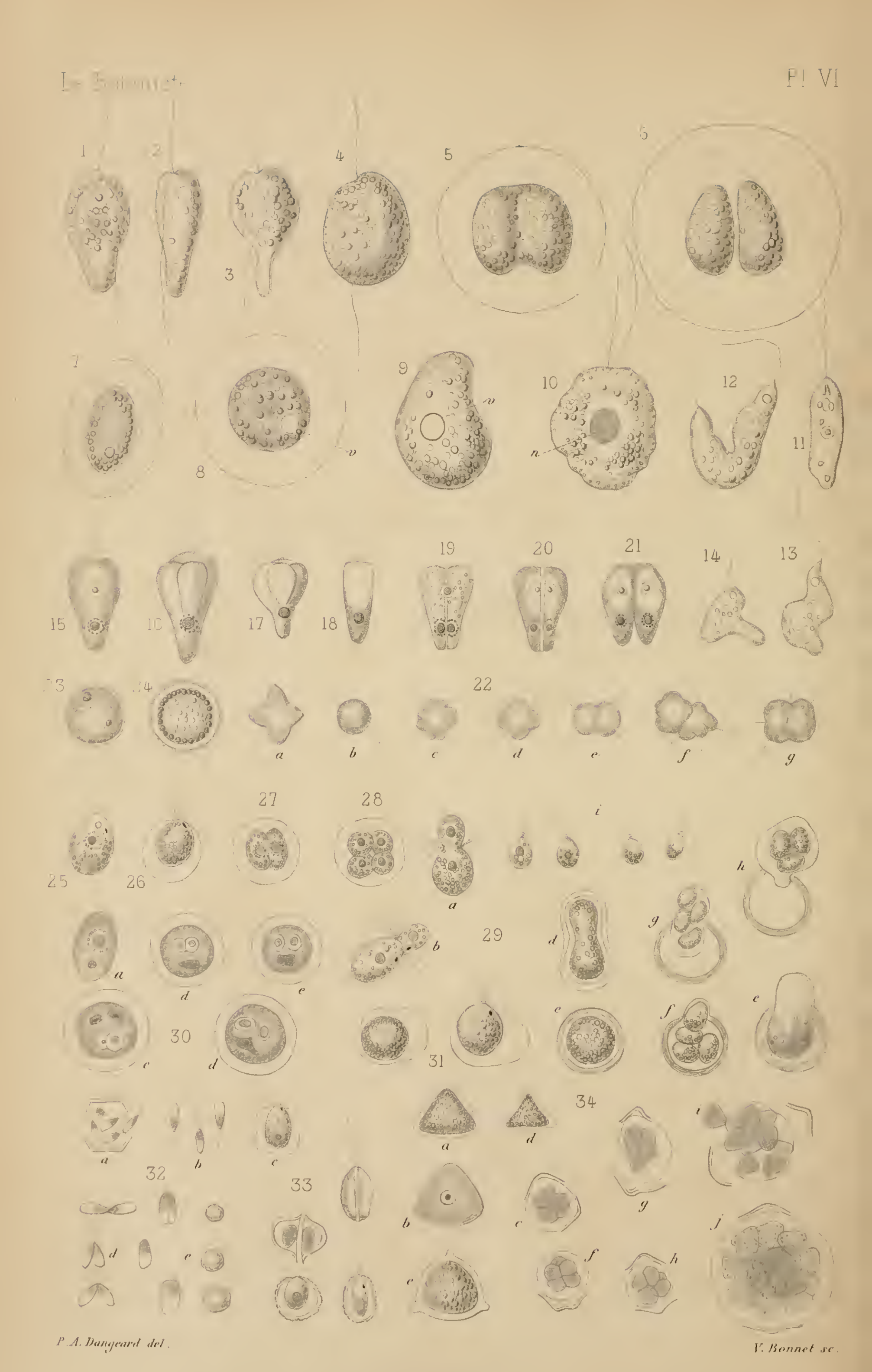
Imp. Geny-Gros, Paris



P. A. Dangeard del

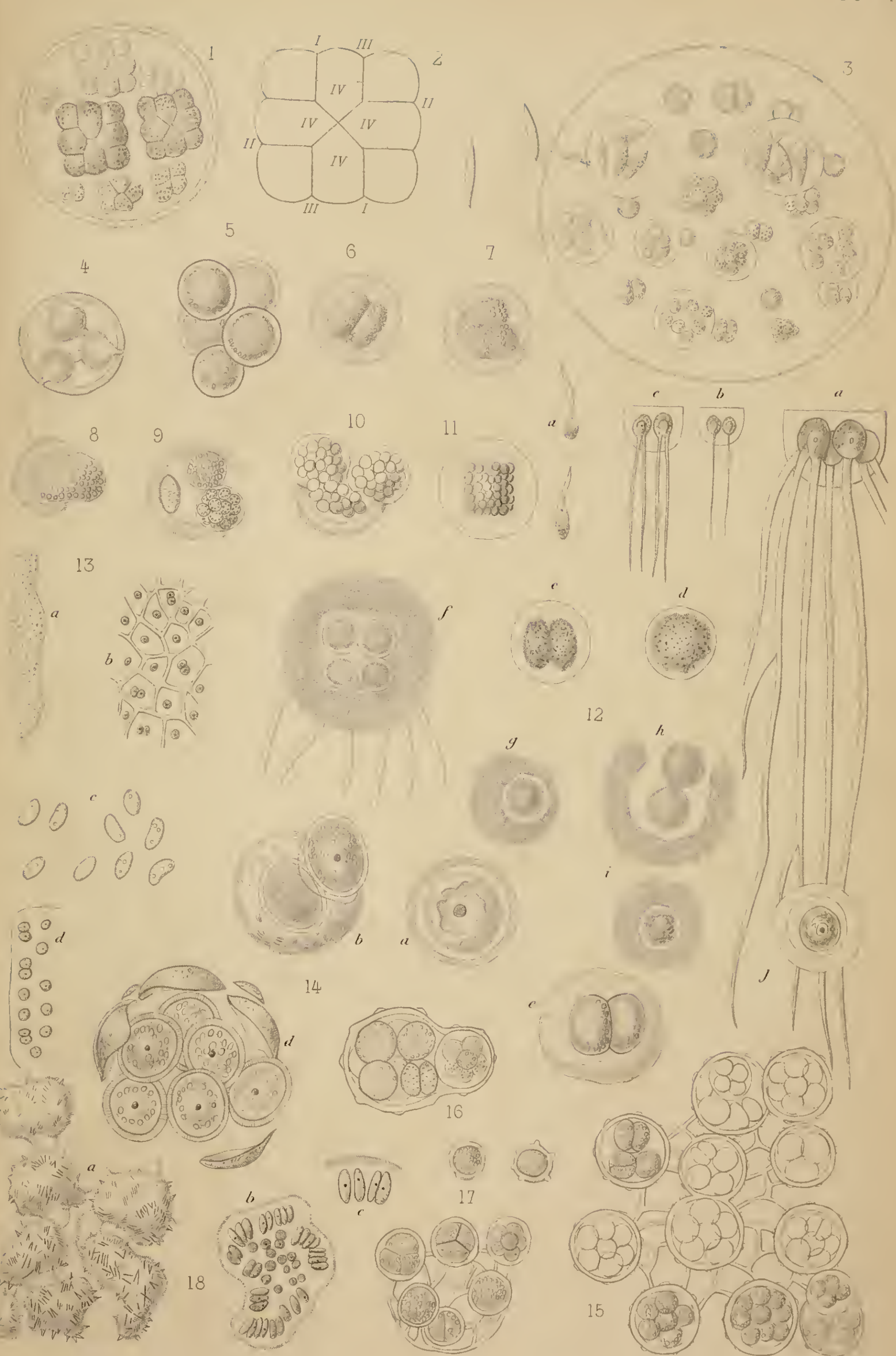
V. Bonnet sc.

Imp. Geny Gros, Paris



P. A. Dangeard del. V. Bonnet sc.

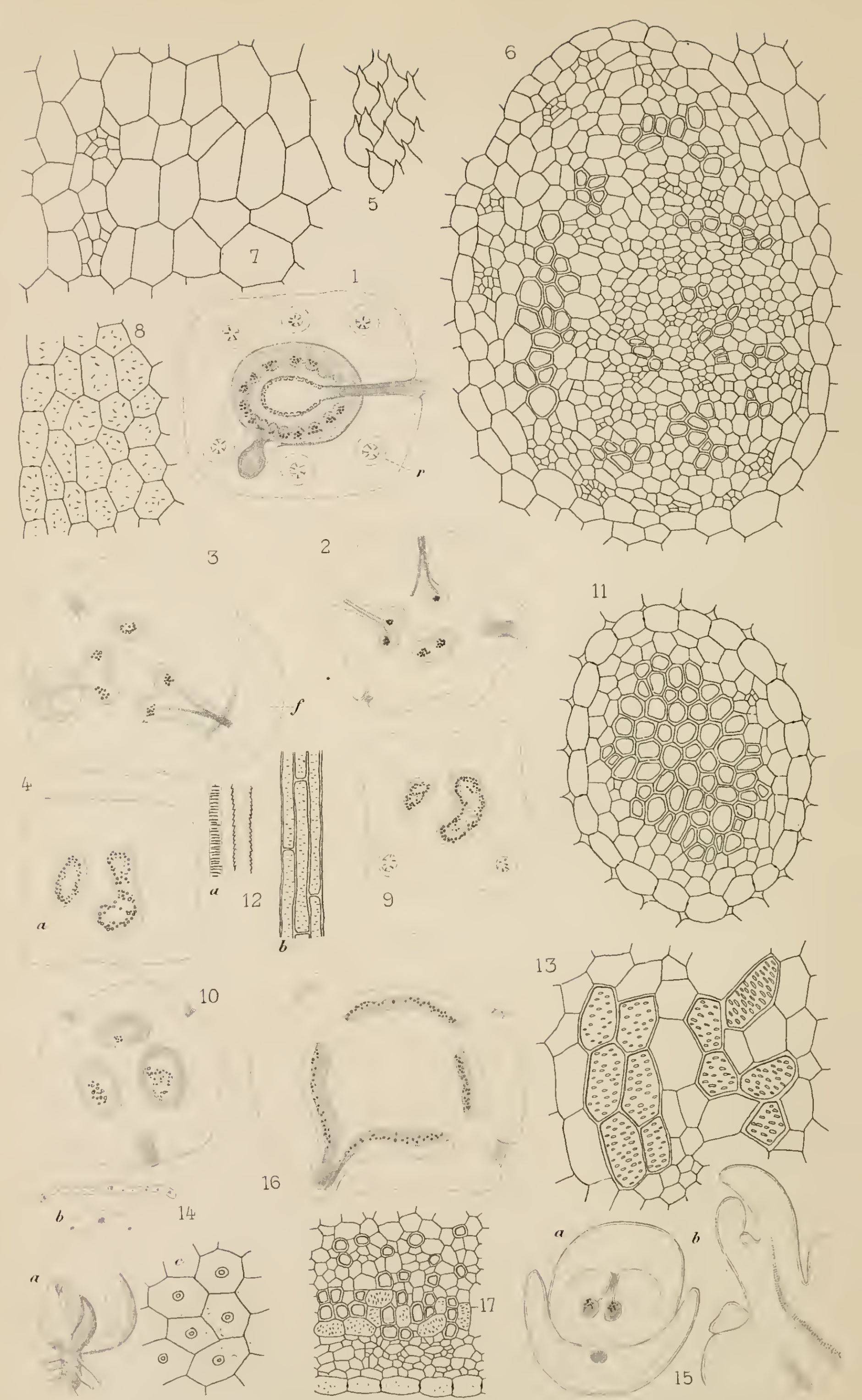
Imp. Gény-gros, Paris



P. A. Dangeard del.

V. Bonnet sc.

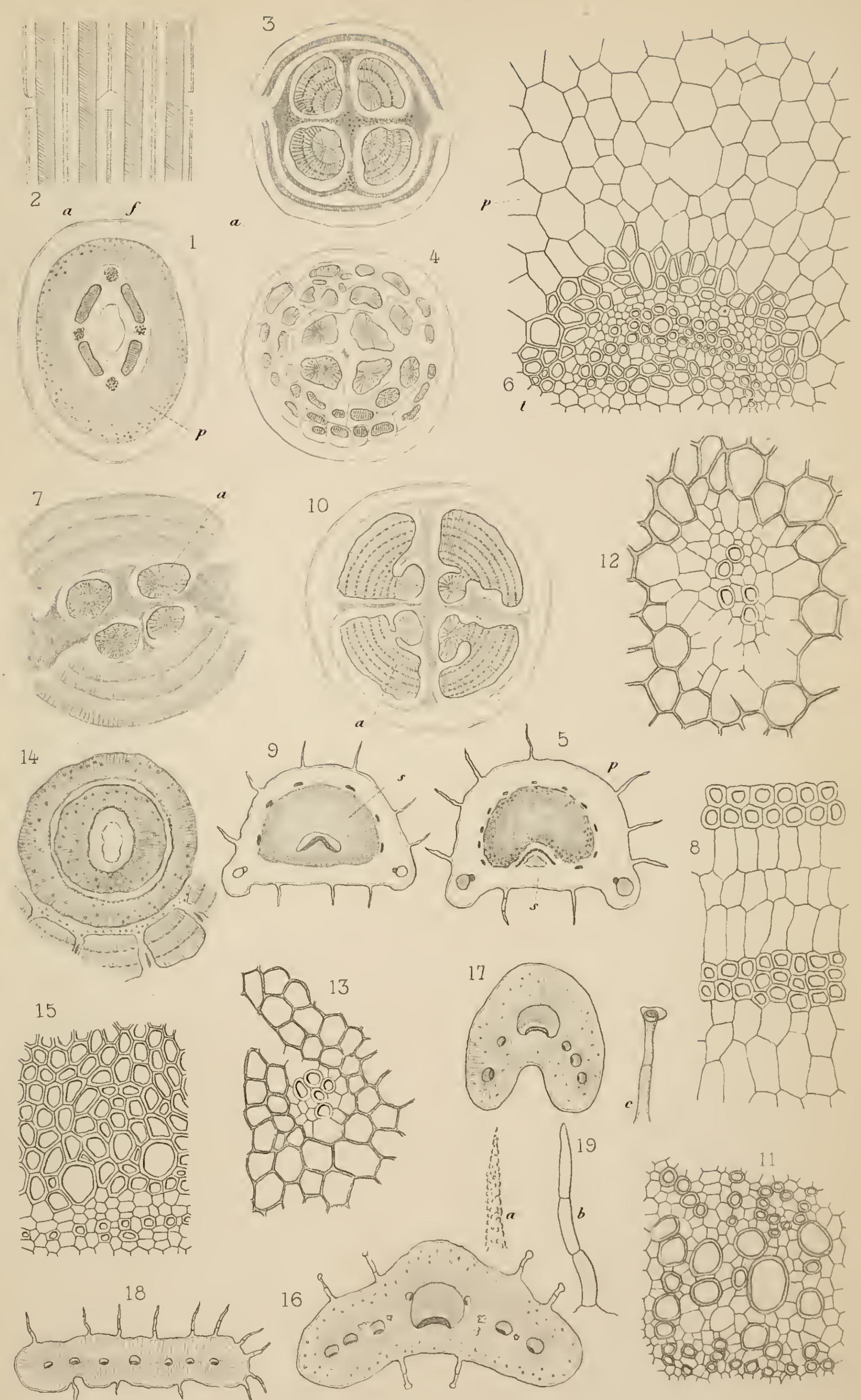
Imp. Gény-gros, Paris



P. A. Dangeard del.

V. Bonnet sc.

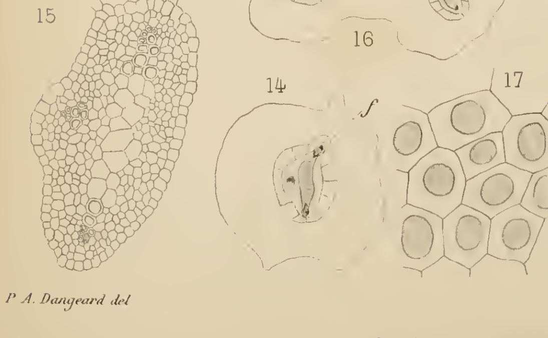
Imp. Geny-Gros, Paris



P. A. Dangeard del.

V. Bonnet sc

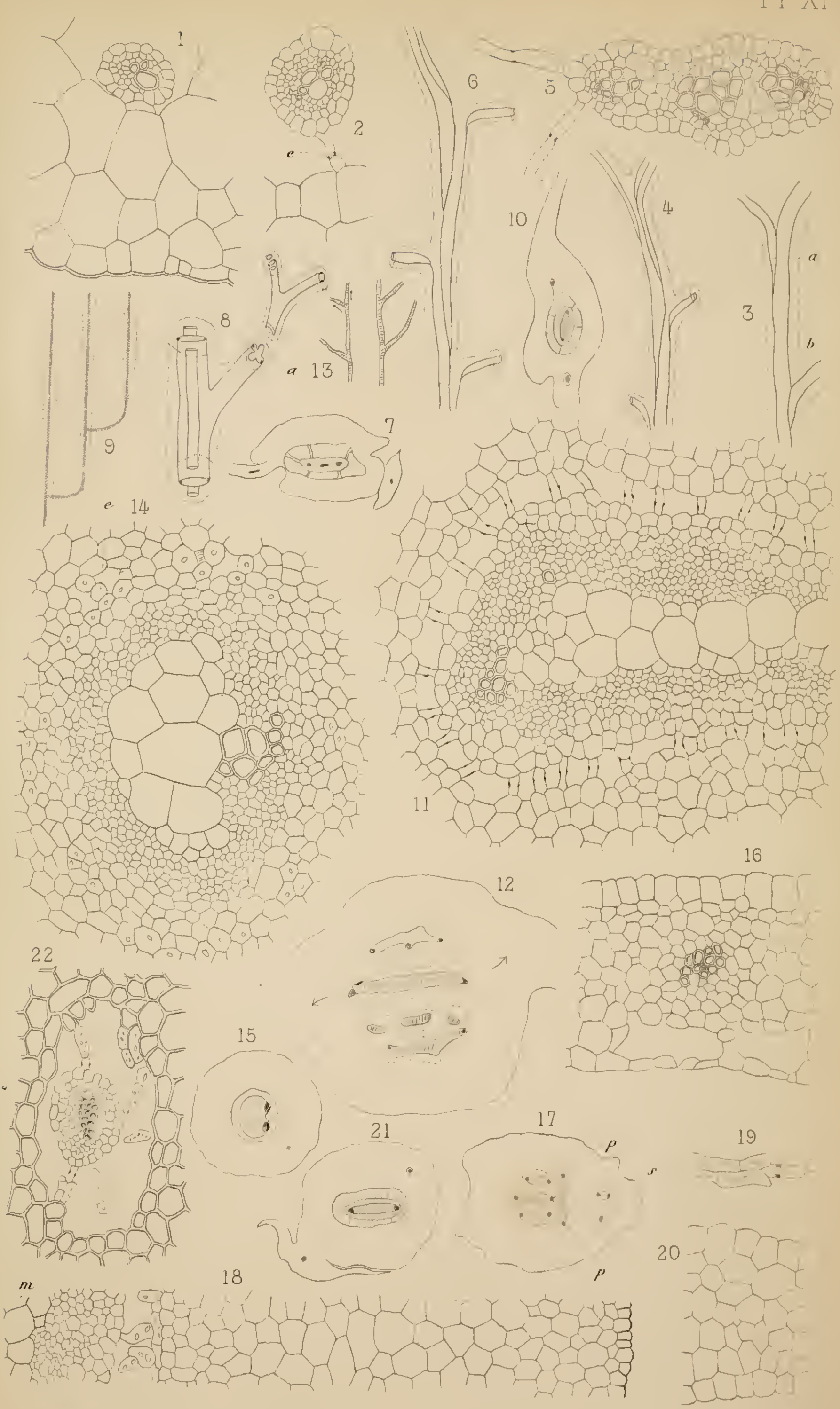
Imp. Geny-Gros, Paris



P. A. Dangeard del

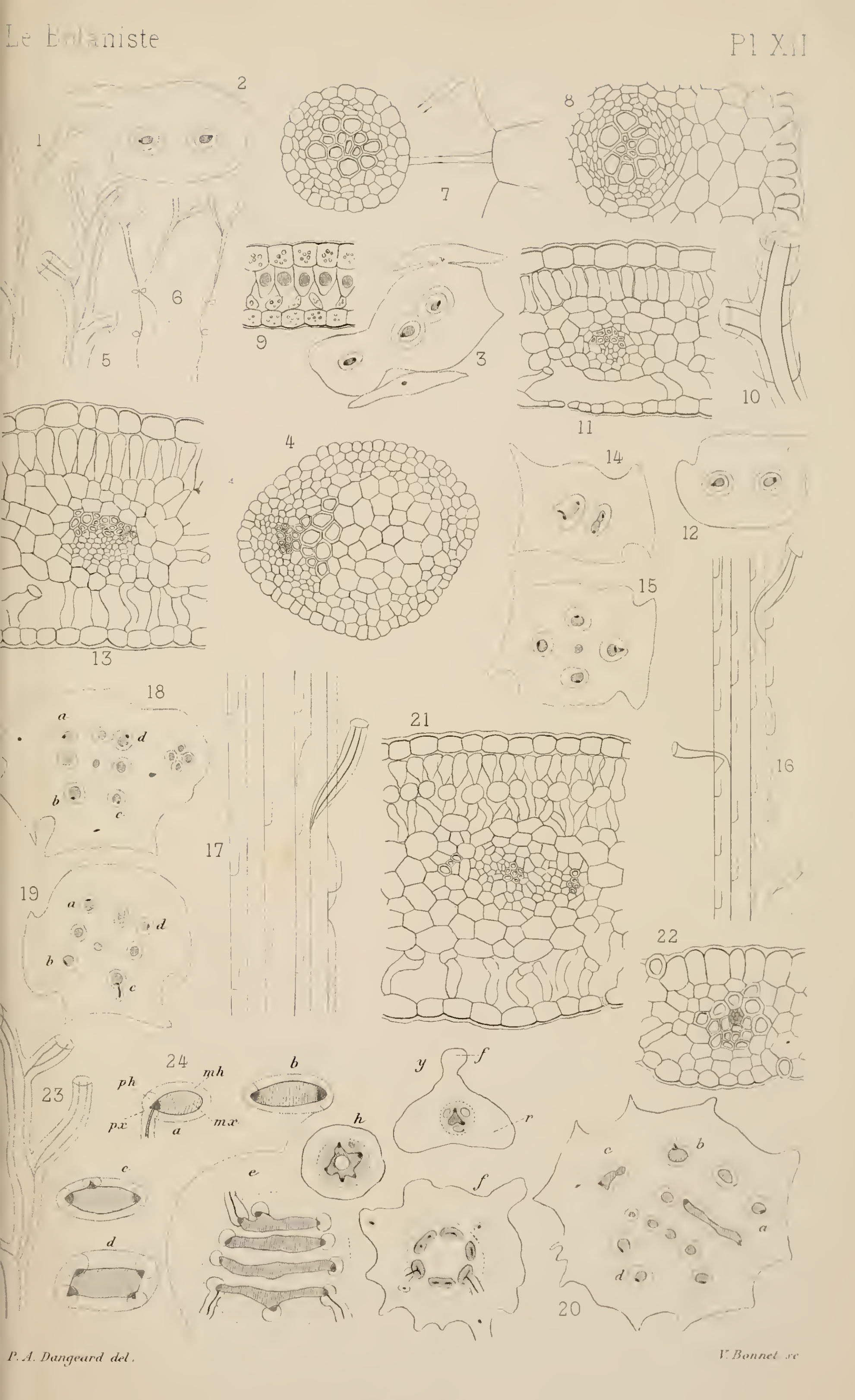
Bonnet sc

Imp. Geny-Gros, Paris

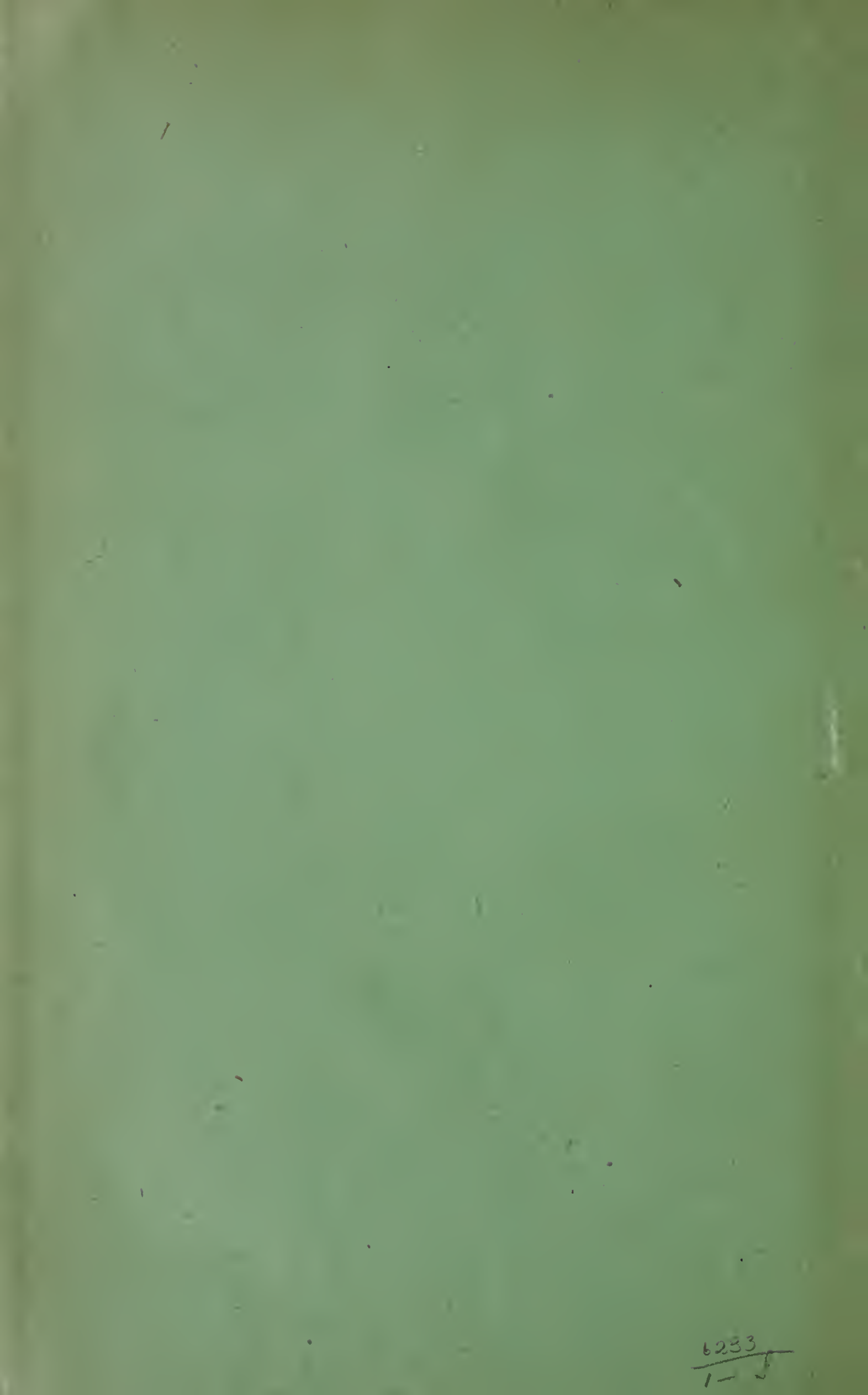


P. A. Dangeard del. Bonnet sc.

Imp. Geny-Gros, Paris



P. A. Dangeard del.
V. Bonnet sc.
Imp. Gény-Gros, Paris


6233

